

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE FARMACIA

Departamento de Biología Vegetal II



**ESTRATEGIA DE ADAPTACIÓN DE LÍQUENES A
ÁMBITOS ÁRIDOS**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Ruth del Prado Millán

Bajo la dirección de los Doctores:

Leopoldo García Sancho
Carmen Ascaso Ciria

Madrid, 2002

ISBN: 84-669-2037-4

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE FARMACIA

Departamento de Biología Vegetal II

**ESTRATEGIAS DE ADAPTACIÓN DE LÍQUENES
A AMBIENTES ÁRIDOS**

Memoria presentada por la Licenciada:

D.^a RUTH DEL PRADO MILLÁN

para optar al Grado de Doctor en Farmacia por la Universidad Complutense de Madrid

Trabajo realizado bajo la dirección de los Doctores:

Dr. D. Leopoldo García Sancho

Profesor Titular del Dpto. de Biología Vegetal II

Facultad de Farmacia

Universidad Complutense de Madrid

Dra. D.^a Carmen Ascaso Ciria

Profesora de Investigación del Centro de Ciencias

Medioambientales

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

(C.S.I.C.)

Madrid, noviembre de 2001

A mis padres

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a los directores de esta Tesis, el Dr. Leopoldo García Sancho y la Dra. Carmen Ascaso Ciria, por la confianza que han depositado en mí, así como por sus orientaciones durante el desarrollo de este trabajo. A ambos debo agradecer el modo en que han contribuido a mi formación como persona y como investigadora.

Hago extensivo este agradecimiento al Dr. Salvador Rivas-Martínez, Catedrático y Director del Departamento de Biología Vegetal II, por su cálida acogida y por los extraordinarios medios humanos y materiales que ha puesto a mi disposición.

Creo no faltar a la verdad si digo que la Dra. Ana Crespo, por su interés y decidido apoyo, ha sido imprescindible para que este trabajo llegue a buen puerto.

Igualmente deseo agradecer el compromiso personal y el compañerismo con que, desde el principio, me ha distinguido la Dra. Ana Pintado.

Al Dr. Fernando Valladares quiero agradecerle sus ideas y sugerencias, siempre inteligentes y enriquecedoras.

Quedo en deuda con muchas personas, imposible citarlas a todas sin riesgo de olvidar a algunas, por una ayuda que va desde la solidaridad personal o la pura amistad hasta el acceso a recursos técnicos. En este sentido quiero agradecer su apoyo y colaboración desinteresada a todos mis compañeros de la “Sala Blanca”: Gloria Calvo, Charo Noya, José Manuel Chico, Oscar Fernández, Oscar Blanco, Elsa Martínez, y a todos los del Departamento de Biología Vegetal II, a Milton, Carola, Javier y Andrés y, muy especialmente, al Dr. Esteban Manrique, y a la Dra. Carmen Navarro.

A Virginia, por el trabajo de campo que hemos compartido.

Parte del trabajo se ha desarrollado en el Centro de Ciencias Medioambientales, en donde ha sido inestimable la colaboración de, María José Villoslada, Fernando Pinto y Teresa Carnota.

Al Centro de Experiencias Michelín, por permitirme llevar a cabo parte de los trabajos de campo en sus instalaciones del Cabo de Gata.

A Roberto Lázaro, a quien nunca podré agradecer lo suficiente su ayuda personal en el trabajo desarrollado en el Desierto de Tabernas.

Al Museo de Ciencias Naturales de Madrid, que ha autorizado mi estancia en la Estación Biogeológica del Ventorrillo. A Bernardino Torres y a todos los investigadores con los que allí coincidí.

No puedo terminar este capítulo sin mencionar a los Doctores Ludgar Kappen, Burkhard Schroeter, Barbro Wrinkler y Mark Schlensog del Botanisches Institut de la Universidad de Kiel, y al Dr. Allan Beckett y a Bob Porter, del School of Biological Sciences de la Universidad de Bristol. Además de abrirme las puertas de sus centros, hicieron de mis estancias en el extranjero experiencias gratas y muy instructivas.

A Carmen, Irene y Angel, por su valiosa amistad.

A todos aquellos que de una u otra forma han colaborado en el desarrollo de esta Tesis.

Me gustaría concluir expresando mi más profunda gratitud al Departamento de Biología Vegetal II (Botánica) de la Facultad de Farmacia, y al Centro de Ciencias Medioambientales del Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Ambas instituciones me acogieron amablemente desde el principio y han puesto a mi disposición durante el desarrollo de este trabajo toda la infraestructura técnica y humana que ha sido necesaria para llevarlo a cabo.

Este trabajo de Tesis Doctoral se ha podido llevar a cabo gracias a la concesión, por parte de la Universidad Complutense de Madrid, de una beca de Formación de Personal Investigador. Asimismo, los estudios que integran esta Tesis han sido financiados por el proyecto de investigación PB 95-0067 gestionado por la DGICYT y encabezado por la Dra. Carmen Ascaso Ciria.

ÍNDICE

ÍNDICE

I INTRODUCCIÓN	1
1 La simbiosis liquénica: Naturaleza y definición	1
2 Planteamiento y objetivos del presente trabajo	3
3 El sureste semiárido de la Península Ibérica. Caracterización del medio	7
4 Caracterización de las localidades	20
II CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA DE LOS HÁBITATS NATURALES LIQUÉNICOS	35
Introducción	35
Material y Métodos	38
Resultados	47
Estudio de la Temperatura	47
Estudio de la Humedad Relativa	69
Estudio de la PPFD	99
Conclusiones	113
III INTERCAMBIO GASEOSO DE CO ₂ BAJO CONDICIONES CONTROLADAS	136
III.I Respuesta de la respiración, fotosíntesis neta y fotosíntesis bruta frente al contenido hídrico del talo	136
Introducción	136
Material y Métodos	150
Resultados	158
Discusión	166
III.II Respuesta de la fotosíntesis neta frente a la luz y la temperatura para un contenido hídrico óptimo del talo	176
Introducción	176
Material y Métodos	178

Resultados	183
Discusión	195
III.III Influencia de la exposición sobre la respuesta fotosintética del liquen <i>Teloschistes lacunosus</i>	205
Introducción	205
Material y Métodos	208
Resultados	211
Discusión	217
 IV MEDIDAS “IN SITU” DE LA FLUORESCENCIA DE CLOROFILAS EN <i>T. LACUNOSUS</i> . REACTIVACIÓN DE LA ACTIVIDAD METABÓLICA DE <i>T. LACUNOSUS</i> A PARTIR DE AGUA LÍQUIDA Y DE VAPOR DE AGUA	221
Introducción	221
Material y Métodos	225
Resultados	234
Discusión	261
 V INFLUENCIA DEL MICROCLIMA SOBRE LA ACTIVIDAD POTENCIAL DE <i>T. LACUNOSUS</i> EN EL DESIERTO DE TABERNAS	273
Introducción	273
Material y Métodos	275
Resultados	280
Discusión	300
 VI CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS, ANATÓMICAS Y RELACIONES HÍDRICAS DE <i>T. LACUNOSUS</i> Y <i>R. BOURGEANA</i>	318
Introducción	318
Material y Métodos	323
Resultados	335
Morfología	335

Anatomía	344
Relaciones hídricas	374
Fuentes de hidratación disponibles en las localidades de <i>T. lacunosus</i> y <i>R. bourgeana</i>	390
Discusión	392
 VII LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA DISTINTOS NIVELES DE HIDRATACIÓN	411
Introducción	411
Material y Métodos	412
Resultados	417
<i>Teloschistes lacunosus</i>	417
7.1. Localización del agua en el interior del talo liquénico para altos contenidos hídricos	417
7.2. Localización del agua en el interior del talo liquénico para el contenido hídrico correspondiente al punto en que se supera la depresión de la fotosíntesis neta debida a un alto nivel de hidratación del talo	441
7.3. Localización del agua en el interior del talo liquénico para el contenido hídrico en el que la fotosíntesis neta presenta su valor máximo	453
7.4. Localización del agua en el interior del talo liquénico para un bajo contenido hídrico	460
<i>Ramalina bourgeana</i>	470
7.5. Localización del agua en el interior del talo liquénico para altos contenidos hídricos	470
7.6. Localización del agua en el interior del talo liquénico para el contenido hídrico en el que la fotosíntesis neta alcanza su valor máximo	489
7.7. Localización del agua en el interior del talo liquénico para el contenido hídrico a partir del cual la FN deja de tener su valor máximo	495
7.8. Localización del agua en el interior del talo liquénico para un	

bajo contenido hídrico	503
CONCLUSIONES GENERALES	513
BIBLIOGRAFÍA	518

ABREVIATURAS UTILIZADAS

Amax: asimilación máxima.

CCM: mecanismos de concentración de carbono.

ETR: tasa relativa de transporte de electrones.

FB: fotosíntesis bruta.

FN: fotosíntesis neta.

FNmax: fotosíntesis neta máxima.

Fm: fluorescencia máxima.

Fm': fluorescencia máxima de una muestra adaptada a condiciones de iluminación.

F₀: fluorescencia basal, mínima o inicial.

F₀': Fluorescencia mínima de una muestra preiluminada.

Ft: parámetro indicativo de la fluorescencia en un momento dado.

Fv: fluorescencia variable.

Fv/Fm: eficiencia fotoquímica o fotosintética máxima del fotosistema II.

$\Delta F/Fm'$ o Y: rendimiento cuántico del transporte electrónico no cíclico o eficiencia fotoquímica del fotosistema II o "yield".

HR: humedad relativa.

Ic: punto de compensación de luz.

Is: punto de saturación de luz.

LTSEM: microscopía electrónica de barrido a baja temperatura.

PAM: Pulse - Amplitude - Modulation.

PI: Península Ibérica.

PPFD (photosynthetic photon flux density): densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos.

p.s.: peso seco.

PS: fotosistema.

qN: "quenching" o amortiguación o atenuación no fotoquímica.

qP: "quenching" o amortiguación o atenuación fotoquímica

R: respiración.

SE: sureste

s.n.m. : sobre el nivel del mar.

T^a: temperatura.

T_c: punto de compensación de temperatura.

T_{opt}: temperatura óptima para la fotosíntesis neta.

T₅₀: tiempo que tarda un talo hidratado hasta saturación en alcanzar el 50 % de hidratación.

T₂₀: tiempo que tarda un talo hidratado hasta saturación en alcanzar el 20 % de hidratación.

V_v (densidad de volumen): volumen de una estructura con respecto al volumen de referencia que la contiene.

I.-INTRODUCCIÓN

1.- LA SIMBIOSIS LIQUÉNICA: Naturaleza y Definición.

Ahmadjian (1993) definió la naturaleza de los líquenes como “una asociación simbiótica entre un hongo (micobionte), y un componente fotosintético (fotobionte), que puede ser un alga, una cianobacteria, o ambas”.

Esta asociación no es una simple mezcla, ya que como resultado se forma una estructura - característica y única de los líquenes - en la que el hongo origina un talo que envuelve al fotobionte. El talo está formado por un córtex y una capa medular (constituidos por tejido fúngico), y por una capa algal en la que las células del fotobionte quedan englobadas por las hifas fúngicas. Las distintas capas y su posición en el talo son el resultado de respuestas adaptativas de los simbiontes entre sí y al medio externo en que se desarrollan (Jahns, 1988). Existen principalmente tres tipos de talos: crustáceos, foliáceos y fruticulosos. Los crustáceos carecen de córtex inferior y se encuentran íntimamente unidos al sustrato a través de toda su superficie inferior. Los talos foliáceos, presentan córtex superior e inferior y aunque se extienden sobre el sustrato que colonizan se encuentran unidos a él de forma más laxa que los anteriores. Los talos fruticulosos suelen tener sólo un punto de conexión con el sustrato a partir del cual se ramifican de forma ascendente o pendular (Hale, 1983).

Desde el momento en que se propuso por primera vez que los líquenes eran organismos duales (Schwendener 1869), se ha planteado una fuerte controversia, que se ha mantenido a lo largo de la historia de la Liquenología, acerca de si la asociación líquénica se puede considerar mutualista o si es un parasitismo. Autores como Schwendener (1869), o como Ahmadjian & Jacobs (1981) han considerado que las células del fotobionte son “víctimas” del micobionte, sosteniendo que la simbiosis líquénica es un parasitismo controlado, y no una relación mutualista. Sin embargo, muchos biólogos consideran los líquenes como uno de los mejores ejemplos de

mutualismo dada su amplia distribución y la saludable apariencia de las células del fotobionte que forman el talo.

Más recientemente Kappen (1994) tampoco apoyó la idea del liquen como un sistema mutualístico en el que los dos simbiontes se benefician igualmente de la presencia del otro, ya que apenas existen indicaciones del posible beneficio que obtiene el alga, mientras que el hongo obtiene la ventaja de un ciclo de vida persistente y estable. El fotobionte como productor de la asociación proporciona carbohidratos al micobionte. Este autor recalcó la conveniencia de considerar definiciones que traten al liquen como un sistema de autótrofos y heterótrofos.

La definición aprobada en 1982 por la Asociación Internacional de Lichenología decía que “un liquen es una asociación entre un hongo y un simbionte fotosintético de la cual resulta un talo estable de estructura específica.

Posteriormente, Hawksworth (1988) definió el liquen como “una asociación estable y autónoma entre un micobionte y un fotobionte en la que el micobionte actúa como exhabitante”. Sin embargo, Ahmadjian (1993), indicó que en esta definición existían dos términos confusos. El primero es que esta definición no reconoce la remarcable transformación que experimente el micobionte cuando entra en contacto con el fotobionte (formación del talo). Y en segundo lugar, muchas células fúngicas penetran en el interior de las células algales a través de los haustorios. En este caso el micobionte se podría considerar inhabitante y no exhabitante.

Ahmadjian (1993), indicó que un liquen es “una asociación entre un hongo, frecuentemente un ascomicete aunque en algunos casos también un basidiomicete o un deuteromicete, y uno o más componentes fotosintéticos, generalmente un alga verde o una cianobacteria. En todos los líquenes el hongo forma un talo o un estroma liquenizado que puede contener compuestos secundarios únicos en estos organismos”.

Aunque no existe una definición satisfactoria de liquen, y existe una importante controversia acerca del tipo de relación que se establece entre los dos simbioses, lo que sí está claro es que la estabilidad de esta asociación, junto con la naturaleza poiquilohídrica de los líquenes determinan una gran amplitud ecológica. Los líquenes son capaces de colonizar hábitats muy extremos, como la Antártida y zonas desérticas, en los que las plantas vasculares tienen importantes dificultades para su desarrollo, mientras que los líquenes llegan a constituir la vegetación dominante de estas zonas (Kappen, 1973; 1988).

2.- PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS DEL PRESENTE TRABAJO.

Los líquenes son simbiosis vegetales especialmente bien adaptadas a ambientes extremos. De hecho, es llamativa la abundancia de líquenes en zonas áridas del mundo donde la disponibilidad de agua, y no la temperatura es el factor limitante. Esto ha dado lugar a numerosos estudios ecofisiológicos, en los que se ha tratado de determinar cuáles son las fuente de hidratación que utilizan estos líquenes, y en que momentos se encuentran activos. Muchos de estos estudios se han centrado en el liquen *Ramalina maciformis*, procedente del Desierto del Negev (Lange, 1969; Lange et al., 1970a, Kappen et al., 1980), llegando a determinar que el rocío parece ser la principal fuente de hidratación de este liquen, y que es a primeras horas de la mañana cuando presenta un periodo de actividad fotosintética aprovechando la hidratación nocturna por rocío. En otros estudios del mismo se ha observado que los líquenes que se desarrollan en Baja California (Nash et al., 1979) y en Namibia (Kappen, 1988), utilizan la niebla como principal recurso hídrico, mientras que en costa chilena este papel se reparte entre la niebla y el vapor de agua (Lange & Redon, 1983).

Muchas de las investigaciones realizadas sobre líquenes desérticos se han centrado en aspectos ecofisiológicos, principalmente en las relaciones hídricas que se establecen entre los líquenes y el medio en el que viven y las tasas de fotosíntesis neta que logran alcanzar en los cortos periodos en que estos líquenes se encuentran activos

(Lange et al., 1975; Lange, 1980; Lange et al., 1990). Pero existe muy poca información acerca de las características estructurales y anatómicas de los líquenes desérticos, y más concretamente de la relación entre la estructura y las relaciones hídricas de los talos - la forma en que son capaces de captar el agua del medio y la cinética de captación y pérdida de la misma - (Palmer & Friedmann, 1990). Tampoco existen trabajos que relacionen variaciones en la estructura de líquenes desérticos con las características microclimáticas del medio en que se desarrollan (Kunkel, 1980).

Es un hecho conocido que la respuesta fotosintética de los talos varía con el contenido hídrico, existiendo una importante variabilidad de respuesta entre las distintas especies (Lange et al., 1993a, 1995). La morfología y anatomía de los talos se ha relacionado también con las diferentes respuestas de la FN frente al contenido hídrico de los talos, y especialmente con el distinto grado de depresión encontrado en las distintas especies. Kunkel 1980, Sancho & Kappen, 1989, Valladares 1994a,b han tratado de detectar relaciones funcionales entre las características anatómicas y morfológicas de los talos y las respuestas fisiológicas. Si bien, de nuevo este tipo de estudios son muy escasos en los líquenes desérticos (Palmer & Friedmann, 1990). Incluso, teniendo en cuenta que en los últimos años se ha podido avanzar mucho en este campo - gracias al desarrollo de la microscopía electrónica de barrido a baja temperatura (LTSEM), que ha permitido identificar los lugares en que se localiza el agua en el talo hidratado y su posible relación con la estructura del mismo -, son muy pocos los autores que han trabajado sobre líquenes desérticos (Scheidegger, 1994; Scheidegger et al., 1995).

Por otra parte, no existen en líquenes desérticos estudios conjunto de los aspectos ecofisiológicos (microclima, fotosíntesis, relaciones hídricas), morfológicos y anatómicos, que puedan ayudar a comprender de forma más completa la estrategia adaptativa de estos líquenes al ambiente árido en el que se desarrollan, y especialmente a las distintas formas de hidratación. Esto, junto con el hecho de que hasta el momento no se han planteado investigaciones ecofisiológicas sobre líquenes de zonas áridas

mediterráneas, donde su abundancia y diversidad son especialmente notables, nos ha llevado a querer conocer las estrategias de adaptación de los líquenes que habitan en esta zona.

La región que hemos seleccionado para desarrollar esta Tesis ha sido el Sureste semiárido de la Península Ibérica, y en concreto, la región costera del Cabo de Gata y la región continental del Desierto de Tabernas, que además actualmente se encuentran, en parte, protegidas bajo la figura de Parque Natural, lo que ha contribuido a preservar magníficas comunidades de líquenes saxícolas y terrícolas. Se ha hecho esta distinción entre el litoral y la zona continental con el fin de encontrar, dentro de una misma región semiárida, zonas climáticamente bien diferenciadas en las que los talos puedan estar sometidos a distintas fuentes de hidratación (diferentes de la lluvia), tales como la niebla, el vapor de agua atmosférico y el rocío, que puedan determinar diferencias entre ellos (morfológicas, anatómicas, en sus relaciones hídricas, tasas de fotosíntesis neta etc), encaminadas a aprovechar las fuentes de que disponen y maximizar los periodos de actividad metabólica.

Para este trabajo hemos seleccionado dos especies de macrolíquenes fruticulosos típicos y abundantes en zonas áridas, pero de autoecología claramente diferenciada:

- *Ramalina bourgeana* Nyl. es una especie saxícola cuya distribución está restringida a paredes rocosas silíceas en las zonas más xéricas del piso termomediterráneo, y siempre bajo la influencia de la brisa marina. En Europa se conoce en el SE de la PI, siendo frecuente en roquedos cercanos al mar en la zona del Cabo de Gata, (Egea & Llimona, 1983). También se ha descrito en Cerdeña (Nimis, 1993), y en las Islas Canarias (Krog & Osthagen, 1980).

- *Teloschistes lacunosus* (Rupr.) Sav., a diferencia del anterior, es un liquen terrícola vagante, en algunos casos epífito. Su distribución parece relacionada con la presencia de una elevada concentración de sales en el suelo. Es abundante sobre suelos yesífero de Almería, siendo típico de las comunidades gipsícolas del Desierto de

Tabernas, y en el borde de pequeñas lagunas endorreicas del interior de la Península Ibérica (Crespo et al., 1980). En la cuenca mediterránea es también conocido en el Desierto del Negev (Galun, 1970; Palmer & Friedmann, 1990).

Para poder conocer de una forma global las estrategias de adaptación de estas dos especies liquénicas al ambiente semiárido en el que se desarrollan, se plantearon los siguientes objetivos:

A/ Caracterización ecofisiológica de las dos especies seleccionadas.

1.- Estudio Microclimático.

2.- Estudio, bajo condiciones controladas de laboratorio, de la respuesta fotosintética y respiratoria a la PPFD, la temperatura y la hidratación para cada una de las especies seleccionadas.

2.1. Respuesta de la fotosíntesis neta, respiración y fotosíntesis bruta para distintos niveles de hidratación de los talos.

2.2. Determinación de las tasas máximas fotosintéticas, de la temperatura y PPFD óptima para la fotosíntesis neta, y de los puntos de compensación de luz y temperatura.

3.- Seguimiento de los periodos de actividad metabólica de *T. lacunosus* del Desierto de Tabernas, bajo condiciones naturales en distintas épocas del año.

4.- Evaluación de la influencia del microclima sobre productividad potencial de *T. lacunosus* del Desierto de Tabernas.

5.- Estudio de la cinética de deshidratación de los talos de cada una de las especies estudiadas, bajo condiciones controladas de laboratorio.

B/ Estudio morfológico y anatómico de las dos especies seleccionadas.

1.- Establecimiento de las relaciones entre el diseño morfológico y estructural de los talos de cada una de las especies seleccionadas y sus diferentes estrategias de captación de agua.

2.- Determinación de la distribución relativa de los simbiontes en el talo en unidades de volumen.

C/ Ultraestructura.

1.- Localización del agua en el interior del talo liquénico para distintos niveles de hidratación del mismo.

3.- EL SURESTE SEMIÁRIDO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA. CARACTERIZACIÓN DEL MEDIO.

El extremo SE peninsular se encuentra geográficamente enmarcado por el mar Mediterráneo, al sur y al este, y limitado por una barrera orográfica hacia el interior, constituida por las alineaciones montañosas de la sierra de Gádor y sierra Nevada por el oeste y la sierra de los Filabres por el norte. Este hecho hace que la región se encuentre en una importante sombra de lluvia con respecto a los frentes procedentes del oeste, por lo que la mayor parte de sus precipitaciones se originan en el mar Mediterráneo, producto de la formación en altura de gota fría. La cercanía al mar y la escasa altitud general de la región configuran un ambiente de elevada termicidad. El sureste ibérico comprende algunos de los territorios de aridez más acusada de la Península. Esta zona particular del mediterráneo español parece haber estado sometida a condiciones de aridez durante largo tiempo. Esto ha permitido la subsistencia de numerosas plantas de zonas áridas, algunas de las cuales se encuentran exclusivamente en este territorio, junto a otras que también están presentes en los puntos más secos del norte de África

(Marruecos y Argelia principalmente). En esta zona encontramos un enriquecimiento biológico causado por las anteriores conexiones con el continente africano, con el que existe una importante relación paleoflorística, especialmente en lo referente a las zonas áridas (Alcaraz & Peinado, 1987; Mota et al., 1997).

RELIEVE E HIDROGEOLOGÍA

En el cuadrante Sudoriental de la provincia de Almería, que se encuentra enmarcado por tres grandes macizos montañosos – Sierra Nevada, Sierra de Gádor y Sierra de Los Filabres -, aparecen tres unidades que ofrecen una evolución y modelados distintos:

- La zona montañosa, con dos sierras de altura media –Sierra Alhamilla y Sierra de Cabrera-, originadas por el plegamiento alpino.
- Las depresiones ocupadas por materiales neógenos y cuaternarios.
- El conjunto volcánico del Cabo de Gata.

Sierra Alhamilla, constituye un elemento familiar dentro del paisaje del sureste almeriense, ya que constituye el núcleo más alto con 1387 m s.n.m. en el pico Colativí, 1365 m en el Sierra Alhamilla, 1287 m en el Puntal, y 1216 m en el pico Mina. Es un macizo de orientación E-W, con una longitud de unos 35 km alrededor del cual se vertebra todo el ambiente semiárido no litoral.

La **Sierra de Cabrera**, de orientación NE-SW, se extiende desde el extremo este de Sierra Alhamilla hasta la desembocadura del río Aguas, que constituye a lo largo de su tramo medio el límite norte de la Sierra. Su porción meridional acompaña al litoral desde Carboneras hasta Mojácar. En esta franja desciende hasta el mar, y además, por su naturaleza geológica, forma parte del complejo volcánico de Cabo de Gata. Sus picos más altos son el Mezquita (960 m) y el Arráez (919 m).

La mayor parte de las **depresiones neógenas y caaternarias** se sitúan entre los 125 m s.n.m. de Rioja y los 404 m s.n.m. de Tabernas. Aunque también destacan en estos paisajes algunas elevaciones como el cerro Alfaro (742 m), Yesón Alto (660 m) y Yesoncillo de Enmedio (645 m). En la cumbre de las dos últimas elevaciones mencionadas afloran yesos. Los **Campos de Tabernas** presentan una altitud media de 500 m s.n.m., mientras que los **Campos de Níjar** constituyen una llanura litoral que desciende desde los 300 m hasta el nivel del mar.

La **Sierra del Cabo de Gata** es una cadena con una longitud de unos 50 km y una anchura de 3 a 10 km. Se extiende en sentido NE-SW a lo largo de la costa, y está formada por montes de poca altitud – la máxima la presenta el cerro del Fraile con 490 m -, pero relieve abrupto a causa de la naturaleza volcánica y del clima árido de esta zona.

La **Serrata de Níjar** es una alineación de colinas de unos 10-12 km de largo y 1-2 km de ancho. Se encuentra situada justo sobre la Falla de Carboneras y divide el Campo de Níjar.

La **Falla de Carboneras** constituye el límite natural de la zona volcánica de Cabo de Gata. Al norte de Carboneras, este accidente separa las rocas volcánicas de los materiales metamórficos Maláguides, Alpujárrides y Nevado-filábrides de la alineación Sierra Cabrera-Sierra Alhamilla.

Desde un punto de vista hidrológico, la zona de estudio se caracteriza por la existencia de dos cursos fluviales permanentes – el río Aguas y el río Andarax-, así como por numerosos cursos temporales. La proximidad de la montaña y del mar origina fuertes pendientes en la red hidrográfica que unidas a las características pluviométricas regionales, determinan una gran agresividad erosiva.

El río Andarax nace en la vertiente meridional de Sierra Nevada, e inicia su recorrido con un claro sentido oeste-este aprovechando el contacto entre Sierra Nevada y Sierra de Gador a lo largo del llamado sinclinar del Canjáyar. Recibe aportes esporádicos de tres cursos principales que son: el río Nacimiento, la Rambla de Gérgal y la de Tabernas. A partir de éste área el río abandona su curso hacia el este para tomar una dirección meridiana aprovechando el pasillo existente entre Sierra de Gádor y Alhamilla.

El río Aguas tiene su origen en la confluencia de varias ramblas (de Los Guapos, Cinta, Sorbas y de Los Ramos), procedentes de la vertiente sur de la sierra de Los Filabres. En la parte media recibe el aporte de las aguas del río Jaulo. En su inicio discurre por la vertiente norte de Sierra Alhamilla para continuar por el pasillo formado por la Sierra de Bédar y la de Cabrera, desembocando en Mojácar.

A pesar de la existencia de estos ríos, lo más característico del área es que se encuentra drenada por numerosas ramblas, que constituyen lechos de desagüe temporal, y que han jugado, como lo siguen haciendo actualmente, un papel fundamental en la evolución morfológica. Su rasgo distintivo es la intermitencia. Funcionan sólo en el momento en que se producen precipitaciones de cierta intensidad, y lo hacen con gran rapidez. Las fuertes pendientes y la rala vegetación determinan que en pocas horas estos amplio lechos dejen de ser pedregales y que se utilicen como vías de drenaje para grandes cantidades de agua (Mota et al., 1997).

GEOLOGÍA

Dentro de las Cordilleras Béticas se reconocen dos grandes dominios cuya posición paleogeográfica originaria era muy diferente de la actual. Estos son: 1) las Zonas Externas correspondientes a la cobertura mesozoico-terciaria del margen sudibérico y, 2) las Zonas internas que originariamente ocuparon una posición más oriental y que se desplazaron, durante el Mioceno inferior, hacia el oeste hasta su

ubicación actual y cuya manifestación más clara son las Cordilleras Béticas y el Rif en el Norte de África (Mota et al., 1997).

De acuerdo con García-Monzón et al. (1973 y 1974), Baena & Voermans (1977), IGME (1980) y Fernández Soler (1996) en el Sureste de Almería afloran materiales geológicos que pueden ser agrupados en tres grandes unidades: 1) los que pertenecen a las zonas internas de las Cordilleras Béticas y constituyen las estructuras plegadas; 2) los que forman parte de las estructuras post-orogénicas y dan lugar a pasillos y áreas de relleno que enmascaran o recubren las estructuras plegadas, y 3) las grandes masas de rocas volcánicas que encajan en los materiales neógenos, y que forman un verdadero macizo que se prolonga por el mar de Alborán.

Los materiales geológicos de las dos áreas del Sureste de Almería estudiadas en esta Tesis presentan importantes diferencias. Los del Desierto de Tabernas forman parte de las estructuras post-orogénicas. Estas unidades están constituidas por materiales que en su base están datados en el Mioceno inferior, cuando las elevaciones de Sierra de Gádor, Alhamilla y Cabrera constituían islotes rodeados por el mar. Ello supone una importante laguna estratigráfica entre las estructuras plegadas y los materiales post-orogénicos ya que las primeras están coronadas por el Triásico, y quizás por el Jurásico. Durante este hiato tuvo lugar la disposición definitiva de las unidades que hoy aparecen plegadas y el comienzo de su erosión, de manera que sobre ellas, y en clara discordancia, se encuentran depositados los materiales neógenos y cuaternarios, autóctonos, que en parte engloban materiales arrastrados procedentes de las montañas colindantes.

Los materiales neógenos corresponden a la época de sedimentación del Mioceno, y se depositaron en un periodo de transgresión marina seguido de un inmediato descenso del nivel de las aguas coincidente con condiciones críticas de salinidad, hasta la desecación final de la cuenca por evaporación. Dentro de este grupo es fácil reconocer por la gran extensión que ocupan:

- Formaciones margosas: compuestas por margas con intercalaciones de areniscas, yesos, conglomerados y secuencias turbidíticas, que constituyen el material básico sobre el que se han modelado los “bad lands” del Desierto de Tabernas.

- Formaciones conglomeráticas.

- Calizas arrecifales.

- Yesos: con la desecación final de la cuenca tiene lugar la formación de grandes depósitos salinos en el fondo del Mediterráneo (Evaporita inferior). En los márgenes de la cuenca la Evaporita inferior ha pasado gradualmente a yesos y carbonatos. Este término comprende a algunos depósitos de yeso cristalino entre los cuales se encuentran los que afloran en Venta de los Yesos, en Yesón Alto, o en las proximidades del Molino del Río de Aguas entre otras.

El límite Neógeno/Cuaternario resulta difícil de delimitar. Se trata de una formación constituida por arenas y conglomerados endurecidos, con bolas de cuarzo y cemento arenosos, después arenas y en la parte alta un nuevo conglomerado idéntico al de la base.

Las formaciones cuaternarias ocupan gran extensión. Son fundamentalmente de conglomerados poco cementados de origen continental, de costras calcáreas correspondientes al Pleistoceno, y de depósitos de distinta granulometría de antiguas y actuales ramblas y abanicos aluviales y del delta reciente del río Andarax.

Los materiales geológicos de Cabo de Gata son muy diferentes a los encontrados en el Desierto de Tabernas ya que en dicho cabo se encuentran las masas de rocas volcánicas del SE de la Península Ibérica. El desarrollo del volcanismo de Cabo de Gata es una de las muchas manifestaciones de la dinámica de la litosfera durante la evolución orogénica Bética-Rifeña, cuya historia está a su vez condicionada por la apertura del Atlántico y la aproximación colisional de las placas Europea y Africana (Fernández Soler, 1996). Este volcanismo que se generó durante el Neógeno ha dado lugar a todo el macizo que constituye la Serrata del Cabo de Gata, pero en realidad tiene mucha mayor

representación bajo el mar. El tipo de elemento volcánico más abundante son los campos de domos, fisuralmente relacionados entre sí en acuerdo con los sistemas de fracturación regionales reconocidos. Las rocas pertenecientes a estas unidades están por su composición próximas al límite andesita-dacita, y su mineral ferromagnesiano característico es la hornblenda. Otros productos volcánicos abundantes han sido formados en episodios piroclásticos, dando lugar a una variedad de facies que van desde coladas pumíticas, a otras en bloques y ceniza de tipo peleano.

En la figura 1 se muestra un mapa geológico del SE de la provincia de Almería.

Concluyendo se puede indicar que, desde un punto de vista litológico, la provincia de Almería es muy variada, aunque el dominio de los materiales carbonatados (margas, calizas, molasas y dolomías) es patente. Sin embargo, existe una marcada diferencia entre las dos zonas estudiadas en esta Tesis Doctoral. En la Sierra del Cabo de Gata existen áreas muy extensas con materiales volcánicos, mientras que en el Desierto de Tabernas son frecuentes los afloramientos yesíferos (Alcaraz & Peinado, 1987).

BIOCLIMATOLOGÍA

El clima del SE de la provincia de Almería es de tipo mediterráneo con acusada sequía estival. Siguiendo la clasificación bioclimática global de Rivas Martínez (1996), y basándonos en los datos bioclimáticos de Cabello (1997) y Peñas (1997), en el SE almeriense se pueden distinguir tres tipos de bioclimas con los siguientes termotipos y ombrotipos su delimitación se muestra en la figura 2.

- La mayor parte de las zonas litorales, subcontinentales y bases de las sierras del SE ibérico presentan un bioclima **Mediterráneo Xérico-Oceánico** con ombrotipo semiárido – las precipitaciones suelen estar comprendidas entre los 200-350 mm -, y

termotipos termo y mesomediterráneo. Estas son las características bioclimáticas que presenta el Desierto de Tabernas.

- De manera puntual, como es el caso del Cabo de Gata o los cabos Cope y Tiñoso, aparece el **Mediterráneo Árido-Oceánico** caracterizado por un ombrotipo árido – se registran lluvias inferiores a los 200mm -, y un termotipo termomediterráneo.

- En las zonas más elevadas de algunas montañas el bioclima es **Mediterráneo Pluviestacional-Oceánico** con ombrotipo seco – ya que se superan los 380-400 mm y el ombrotipo seco queda caracterizado entre 350-600 mm -, y termotipo mesomediterráneo.

El piso supramediterráneo es prácticamente desdeñable si exceptuamos tal vez las umbrías cumbreñas de la Sierra de Alhamilla (Alcaraz & Peinado, 1987; Alcaraz et al., 1989).

Los dos pisos bioclimáticos de la zona de estudio se caracterizan por los siguientes intervalos de los parámetros termométricos (Alcaraz et al., 1989):

- Termomediterráneo: T: 17 a 19 m: 4 a 10 M: 14 a 18 It: 350 a 470

- Mesomediterráneo: T: 13 a 17 m: -1 a 4 M: 9 a 14 It: 210 a 350

siendo T la temperatura media anual en °C; m y M la media de las mínimas y de las máximas del mes más frío del año; It es el índice de termicidad que viene dado por la expresión $It=10(T+M+m)$.

En la figura 3 se muestran los diagramas bioclimáticos de algunas de las estaciones de la provincia de Almería, así como el de Cabo Tiñoso por presentar el mismo bioclima que el Cabo de Gata.

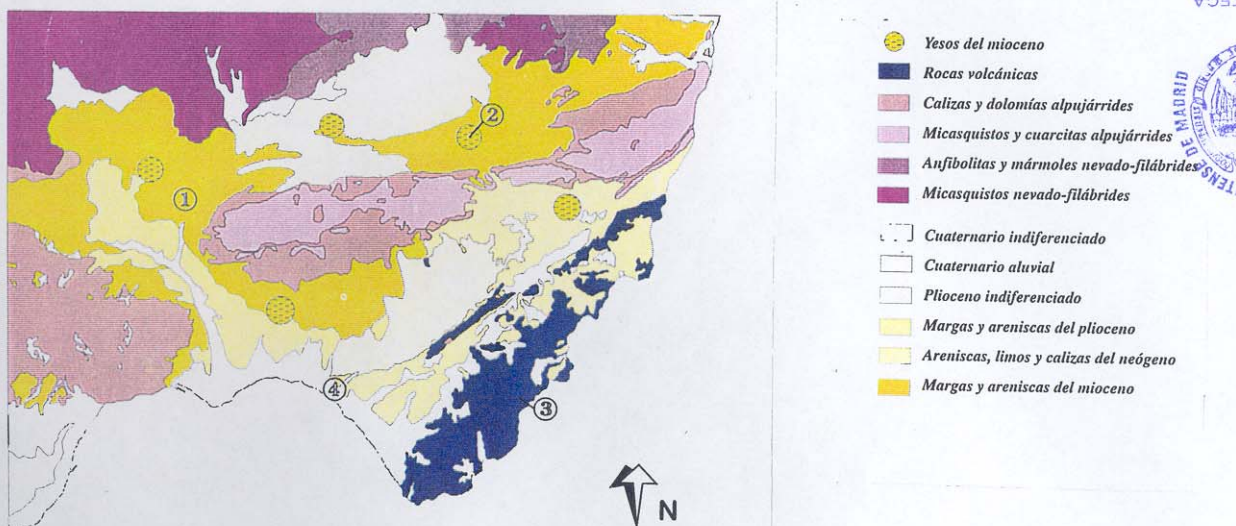


Figura 1. Mapa geológico del SE de Almería

(Fuente: Mapa Geológico de España, E. 1:200.000, 1980)

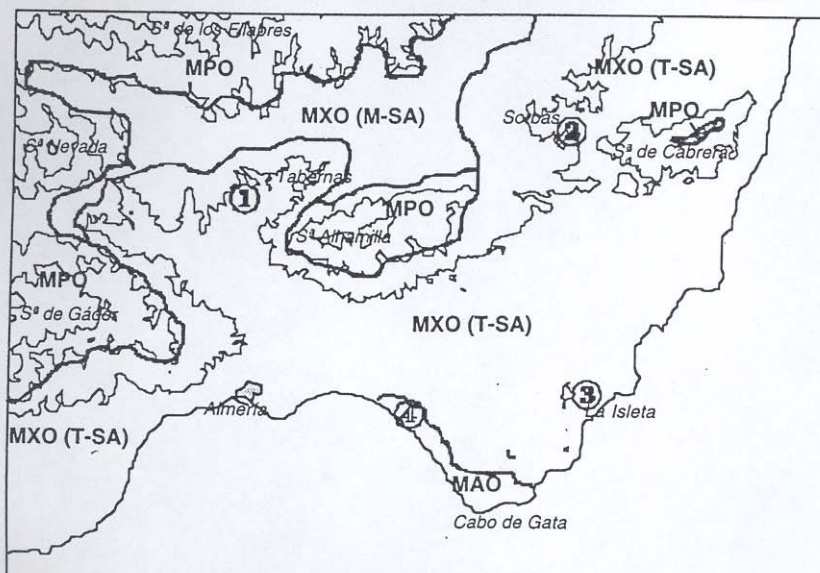
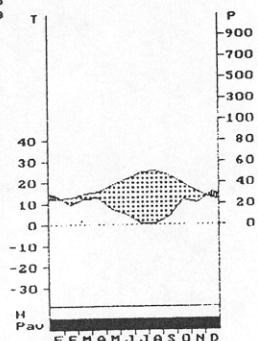


Figura 2. Mapa de los Bioclimas del Sureste de Almería.

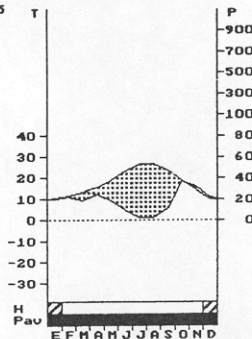
MPO: Mediterráneo Pluvioestacional-Oceánico; MXO (T-SA): Mediterráneo Xérico-Oceánico (Termomediterráneo-Semiárido); MXO (M-SA): Mediterráneo Xérico-Oceánico (Mesomediterráneo-Semiárido); MAO: Mediterráneo Árido-Oceánico.

ALMERIA
 P= 208 36° 50'N/ 2° 27'W 30/ 30 a
 T= 18.1° Ic= 13.4 Tp=2178 Tn= 0
 M= 8.6 M= 13.9 Itc= 427 Io= 0.96
 Iov= 0.17 Tv= 724.0
 Iov2= 0.05
 Iov4= 0.29



MEDITERRANEO XERICO-OCEANICO
 TERMOMEDITERRANEO INFERIOR SEMIARIDO INFERIOR

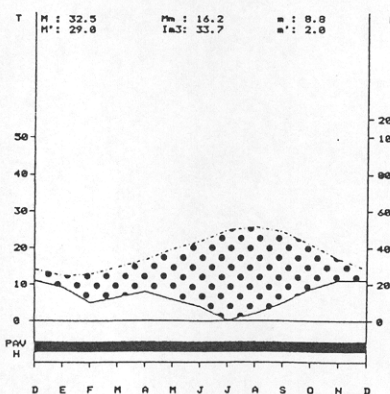
TABERNAS
 P= 221 37° 3'N/ 2° 23'W 30/ 30 a
 T= 17.8° Ic= 17.1 Tp=2135 Tn= 0
 M= 6.2 M= 13.3 Itc= 373 Io= 1.03
 Iov= 0.19 Tv= 769.0
 Iov2= 0.09
 Iov4= 0.35



MEDITERRANEO XERICO-OCEANICO
 TERMOMEDITERRANEO SUPERIOR SEMIARIDO INFERIOR

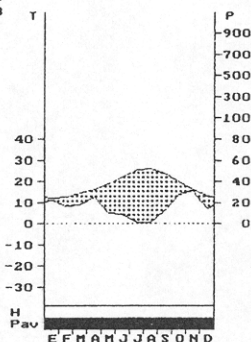
CABO TIÑOSO
 140 a
 20 años

T: 18.7°C
 P: 152.7 mm
 It: 437



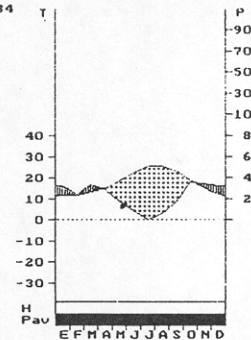
TERMOMEDITERRANEO INFERIOR

aeropuerto
 P= 190 36° 50'N/ 2° 23'W 30/ 30 a
 T= 18.5° Ic= 13.6 Tp=2222 Tn= 0
 M= 8.1 M= 16.8 Itc= 434 Io= 0.85
 Iov= 0.15 Tv= 739.0
 Iov2= 0.05
 Iov4= 0.23



MEDITERRANEO XERICO-OCEANICO
 TERMOMEDITERRANEO INFERIOR SEMIARIDO INFERIOR

nijar
 P= 268 36° 58'N/ 2° 12'W 30/ 30 a
 T= 17.7° Ic= 14.3 Tp=2127 Tn= 0
 M= 5.9 M= 17.0 Itc= 406 Io= 1.26
 Iov= 0.19 Tv= 736.0
 Iov2= 0.10
 Iov4= 0.34



MEDITERRANEO XERICO-OCEANICO
 TERMOMEDITERRANEO INFERIOR SEMIARIDO INFERIOR

Figura 3. Diagramas ombrotérmicos de las localidades próximas al área de estudio (Alcaraz et al., 1989; Mota et al., 1997).

BIOGEOGRAFÍA.

De acuerdo con las tipologías biogeográficas de Rivas Martínez et al. (1991) y de Alcaraz et al. (1991), esta zona del sureste ibérico se enmarca dentro del REINO HOLÁRTICO, en la REGIÓN MEDITERRÁNEA, subregión MEDITERRÁNEA OCCIDENTAL. En la PI esta subregión está dividida en dos superprovincias, Mediterráneo-Iberoatlántica y MEDITERRÁNEO-IBEROLEVANTINA dentro de la cual se encuentran los territorios áridos ibéricos. La delimitación biogeográfica del área estudiada hasta el nivel de subsector se corresponde con la siguiente jerarquización:

REINO HOLÁRTICO

REGIÓN MEDITERRÁNEA

SUBREGIÓN MEDITERRÁNEA OCCIDENTAL

- Superprovincia Mediterráneo-Iberolevantina

* Provincia Murciano-Almeriense

+ Sector Almeriense

1.- Subsector Almeriense Occidental

2.- Subsector Caridemo

3.- Subsector Almeriense Oriental

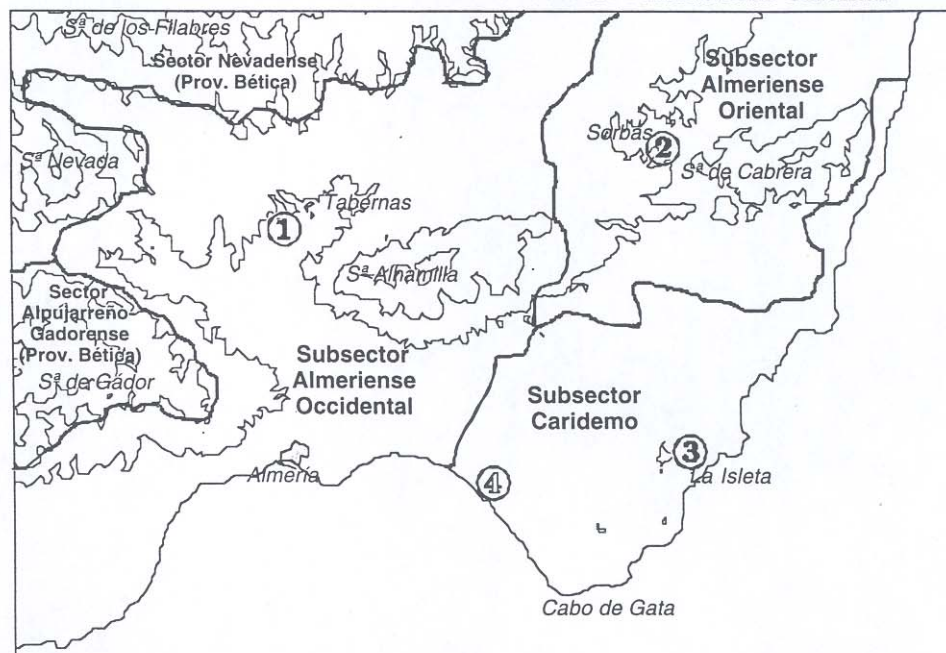


Figura 4. Mapa de las unidades Biogeográficas del SE de Almería (Mota et al., 1997).

Los límites de la Provincia Murciano-Almeriense van en la zona litoral desde la Hoya de Altea hasta las inmediaciones de Adra. En la parte norte de la provincia biogeográfica, los límites interiores los constituyen las zonas medias de las solanas de las sierras de Bernia, Puig Campana, Cabeç d'Or, Peña de Jijona, Maigmó, del Cid y de Crevillente. En la zona Oriental de la Provincia de Murcia, limita con las sierras de Abanilla, La Pila, El Carche, Sopalmo, Larga y Cerro Picario. A través de la depresión que media entre Cerro Picario y la Sierra del Asno penetra en la provincia de Albacete, en la comarca Cancárix-Agramón, alcanzando las inmediaciones del pantano del Cenajo.

En la parte occidental de la provincia de Murcia, limita con la Sierra del Asno, Calasparra, sierras de Pajares y Cubillas, sierras del Búho y El Baladre, Sierra del Molino – a la que rodea excepto en su parte occidental -, Sierra del Oro (Lloro) y Sierra de Ricote. Penetra por la depresión del río Mula, para limitar con las sierras de Espuña, La Tercia, La Torrecilla, Cabezo de la Jara y Enmedio. A través de los últimos rasgos fisiográficos penetra en la provincia de Almería, donde limita con la citada Sierra de Enmedio, para introducirse a través de la depresión Albox-Purchena, dejando de lado la Sierra de los Filabres, si bien penetra por la depresión Gergal-Abla, y por la solana de Sierra Nevada a través de la zona comprendida entre Alhama de Almería y Canjáyar. Finalmente se presenta en la zona litoral comprendida entre Almería y Adra, ascendiendo por la vertiente sur de la Sierra de Gador hasta los 300-600 m. (Alcaraz & Peinado, 1987).

El sector biogeográfico Almeriense se localiza por tanto en el área meridional de la provincia Murciano-Almeriense.

El subsector biogeográfico Almeriense-Occidental se extiende desde el granadino Cabo de Sacratif, penetrando en la provincia Almeriense por una franja litoral, rodeando la base sur y este de la Sierra de Gádor hacia las faldas orientales de Sierra Nevada y las meridionales de la Sierra de Los Filabres, ocupando los Campos de

Tabernas, hasta la Sierra Alhamilla. Está caracterizado por recibir una mayor influencia de las precipitaciones procedentes del Atlántico, siendo menos importantes las precipitaciones otoñales frente a las primaverales.

El subsector biogeográfico Caridemo ocupa los territorios volcánicos y carbonatados de la sierra del Cabo de Gata, también el área litoral de la sierra de Cabrera, así como los terrenos desde la base SE de sierra Alhamilla hasta el Cabo de Gata, donde se incluyen las llanuras arenosas prelitorales de los Campos de Níjar. Desde el punto de vista bioclimático se caracteriza por presentar el bioclima Mediterráneo desértico-oceánico en gran parte del territorio.

El subsector biogeográfico Almeriense-Oriental abarca una amplia zona desde la sierra de Cabrera y los terrenos yesíferos de Sorbas, extendiéndose por el tramo medio-bajo del río Almanzora y otras cuencas del NE de Almería, hasta la sierra murciana de Cartagena y los territorios lorquinos. El ombroclima se ve afectado de manera importante por las precipitaciones otoñales originadas en el Mediterráneo.

VEGETACIÓN

De las series de vegetación conocidas en el SE de Almería (Mota et al., 1997), se van a indicar a continuación las existentes en las áreas con ombrotipo árido y semiárido que son los que caracterizan a las zonas seleccionadas para esta Tesis Doctoral (Cabo de Gata y Desierto de Tabernas):

- Series de Vegetación Climatófilas de los matorrales arborescentes (ombrotipos árido y semiárido)

-Termotipo termomediterráneo.-

* Serie termomediterránea murciano-almeriense semiárida del lentisco (*Pistacea lentiscus*): **Chamaeropo humilis-Rhamneto lycioidis**

* Serie termomediterránea murciano-almeriense semiárida inferior del azufaifo (*Ziziphus lotus*): **Zizipheto loti S.**

* Serie termomediterránea inferior almeriense occidental semiárida del arto (*Maytenus senegalensis* subsp. *europaeus*): **Mayteno europaei-Zizipheto loti S.**

* Serie termomediterránea inferior (inframediterránea) almeriense semiárida inferior-árida del cornical (*Periploca angustifolia*): **Mayteno europaei-Periploceto angustifoliae S.**

-Termotipo termo y mesomediterráneo.-

* Serie termo-mesomediterránea almeriense occidental semiárida del lentisco (*Pistacia lentiscus*): **Bupleuro gibraltarici-Pistacieto lentisci S.**

** variante típica

** variante con *Salsola webbi*

** variante antropizada sobre arenas con retama (*Retama sphaerocarpa*)

- Complejos politeselares y comunidades permanenets sobre sustratos especiales

- * Complejo de vegetación tabernense sobre margas subsalinas

- * Complejo de vegetación tabernense sobre yesos

- * Complejo de vegetación de Sorbas sobre yesos

- * Complejo de vegetación de S^a de Cabrera sobre yesos

4.- CARACTERIZACIÓN DE LAS LOCALIDADES.

Dentro del área de estudio, las localidades que han sido seleccionadas para llevar a cabo los distintos estudios realizados durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral son:

ZONA COSTERA DEL CABO DE GATA

En esta área del litoral del SE semiárido de la PI se han seleccionado tres localidades para el estudio de las adaptaciones de la especie liquénica *R. bourgeana* al medio árido en que se desarrolla. Estas localidades son:

CERRO DE ENMEDIO (36° 46' N 2° 6' W, 80 m s.n.m.)

Esta localidad se encuentra situada entre el Pozo de los Frailes y San José (muy próxima a esta última población). En la figura 5 se muestran imágenes de la misma.

Para la recolección de *R. bourgeana* se seleccionó una roca situada en una ladera de inclinación aproximada de 35°, con exposición norte. Las dimensiones de la roca fueron 230 cm de alto en su cara sur, 347 cm de alto en la cara norte-noreste, 330 cm de alto en su cara oeste y 234 cm en su cara este. Los talos de *R. bourgeana* se encontraron restringidos a las caras de la roca expuestas al norte-noreste y al espolón (lugar del que han sido recolectadas las muestras).

Entre las especies liquénicas acompañantes se encontraron *R. requienii*, *R. clementeana*, *Parmelia pulla*, *Xanthoria resendei*, y *Cladonia convoluta*.

Algunas plantas vasculares características de la zona han sido: *Stipa tenacissima*, *Chamareops humilis* (palmito), *Periploca laevigata*, *Phlomis purpurea*, *Anthyllis cytisoides*, *Asparagus albus*.

Figura 5. (Páginas 22 y 23). Aspecto que presenta la localidad del Cerro de Enmedio: 1.- Detalle de la roca seleccionada para la recolección de los talos de *R. bourgeana*. 2. y 3.- Aspecto general de la localidad. 4. Detalle de la especie *Stipa tenacissima*. 5.- Detalle de la especie *Chamareops humilis* (palmito).





BARRANCO DEL SABINAR (36° 50' N 2° 11' W, 110 m s.n.m.)

Esta localidad se encuentra en el Centro de Experiencias Michelin, que está situado entre las poblaciones del Pozo de los Frailes y Ruescas. En la figura 6 se muestran algunas imágenes de esta localidad.

Las rocas seleccionadas para desarrollar el trabajo se localizaron en una ladera con inclinación aproximada de 15° y exposición este. La comunidad de *R. bourgeana* seleccionada se encontró en un roquedo de 80 cm de ancho, 1.20 m de largo y 1.20 m de alto en su cara este y 30-54 cm de alto en su cara oeste. Los talos de *R. bourgeana* se encontraron en el espolón de las rocas y en la exposición noreste del roquedo.

Entre las especies líquénicas acompañantes se encuentran: *Xanthoria resendei* y *Parmelia pokornyi*

Algunas plantas vasculares acompañantes fueron *Asparagus albus*, *Lavandula multifida*, *Chamaerops humilis*, *Rahmnus Lycioides*, *Pistacea terebinthus*.

LOS ESCULLOS (36° 48' N 2° 4' W, 90 m s.n.m.)

Los talos de *R. bourgeana* aparecieron en el espolón y en la cara noreste de rocas localizadas en laderas norte-noreste con una inclinación desde 15-20° hasta 80-90° (paredes muy inclinadas). Figura 7.

Entre las especies líquénicas acompañantes se encontraron *R. requienii*, *Xanthoria resendei*, *Rocella fucoides*.

Como plantas vasculares acompañantes cabe destacar la presencia de *Helianthemum sp*, *Frankenia thymifolia*, *Genista umbellata*, *Chamaerops humilis*.

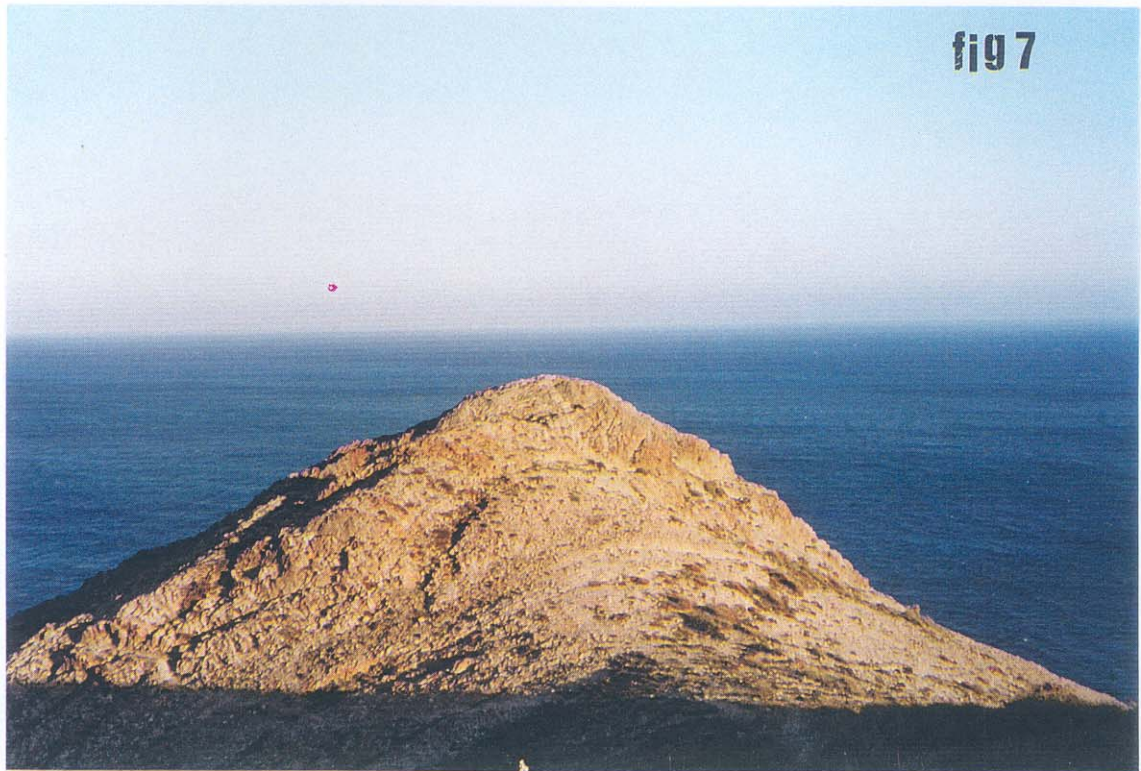
En las tres localidades, los talos de *R. bourgeana* se encontraron en paredes muy expuestas o en el espolón de la roca, nunca en zonas protegidas como fisuras.

Figura 6. (Páginas 26 y 27). Localidad del Barranco del Sabinar. 1., 2. y 3.- Aspecto general de la localidad. 4. Detalle de la población de *R. bourgeana* investigada.

Figura 7. (Página 28). Aspecto que presenta la localidad de los Escullos.







ZONA CONTINENTAL DEL DESIERTO DE TABERNAS.

En el área continental del Desierto de Tabernas se seleccionaron dos localidades para el estudio de la especie *T. lacunosus*.

EL CAUTIVO (37° 1' N 2° 26' W, 210 m s.n.m)

Esta localidad se encuentra situada en la N-340, en el tramo comprendido entre las poblaciones de Rioja y Sorbas, en el cruce con la carretera que viene de Gergal.

T. lacunosus se encontró localizado en las vaguadas y en laderas norte (55° de inclinación) y noreste (55-80° de inclinación), siendo mucho más abundante en exposición norte que en exposición este.

Algunas especies líquénicas acompañantes son: *Squamarina lentigera*, *Squamarina cartilaginea*, *Diploschistes diacapsis*, *Lepraria crassissima*, *Parmelia pokornyi*, *Fulgensia desertorum*.

Las plantas vasculares más destacables son: *Helianthemum almeriense*, *Thymus hyemalis*, *Fragonia cretica*, *Ephedra fragilis*, *Stipa tenacissima*.

T. lacunosus apareció de forma frecuente en la base (y a la sombra) de *Ephedra fragilis*.

En la figura 8 se muestran imágenes de esta localidad.

VENTA DE LOS YESOS (37° 5' N 2° 18' W, 500 m s.n.m)

La localidad se encuentra en la N-340, en el tramo comprendido entre las poblaciones de Tabernas y Sorbas. Figura 9.

T. lacunosus se localizó en laderas de inclinación variable 40-50°, con exposición norte.

Algunas especies líquénicas acompañantes fueron: *Diploschistes diacapsis*, *Lepraria crassissima*, *Cladonia convoluta*, *Psora decipiens*, *Acarospora placodiiformis*, *Squamarina lentigera*, *Parmelia pokornyi*.

Algunas plantas vasculares presentes en esta localidad fueron: *Lepidium subulatum*, *Stipa tenacissima*, *Helianthemum almeriense*, *H. squamatum*.

Las coordenadas geográficas proceden del mapa de la provincia de Almería 1:200.000 del Instituto Geográfico Nacional.

Figura 8. (Páginas 31 y 32). Aspecto de la localidad del Cautivo.

Figura 9. (Páginas 33 y 34). Aspecto de la localidad de Venta de Yesos.









*II. - CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA DE
LOS HÁBITATS NATURALES LIQUÉNICOS*

INTRODUCCIÓN.

En los distintos territorios colonizados por los líquenes es característica la marcada variación de especies, en cuanto a diversidad y riqueza, en función de la exposición que se considere (Kappen et al., 1980; Kappen & Redon, 1984). Esto se relaciona con las diferencias entre las condiciones de humedad existentes en las distintas exposiciones.

Los líquenes, como organismos poiquilohídricos, carecen de mecanismos que les permitan un control activo de sus procesos de hidratación y deshidratación (Stocker & Holtheide 1938, Biebl 1962, Walter & Kreeb 1970). Por ello modifican de forma pasiva su contenido hídrico en respuesta a la disponibilidad de agua que hay en el medio que les rodea, dependiendo exclusivamente de la captación de agua existente a su alrededor. Como consecuencia los periodos de actividad metabólica de los líquenes quedan limitados a aquellos momentos en que hay suficiente humedad en el medio como para permitir su hidratación hasta niveles que hacen posible la activación de su metabolismo.

La existencia de los líquenes depende no sólo de la lluvia, sino también de las condiciones de humedad del aire (Kappen et al., 1980), ya que son capaces de utilizar como fuente de hidratación no sólo el agua de lluvia, sino también el rocío, la niebla y la humedad relativa del aire cuando ésta es elevada (en el caso de aquellos líquenes que tienen un alga verde como fotobionte).

Los líquenes que se desarrollan en las distintas exposiciones de una determinada localidad están expuestos a distintas condiciones de luz y temperatura a lo largo del día, lo que a su vez determina distintos niveles de humedad según la exposición que se considere. Por tanto las diferencias existentes en la colonización líquénica dentro de una misma localidad en función de la exposición está fuertemente determinada por la disponibilidad hídrica del microhábitat en el que se desarrolla el liquen. Se pueden

encontrar hábitats separados entre sí sólo unos centímetros con condiciones ambientales muy contrastadas.

En este sentido se han llevado a cabo estudios como, los realizados por Lange et al. (1975) y Kappen et al. (1980) en el Desierto del Negev, en los que relacionaron la presencia de una mayor biomasa del líquen *R. maciformis* en exposición norte con respecto a otras exposiciones, con una mayor productividad debida a una mayor duración de las condiciones de humedad alta y bajas temperaturas tras la salida del sol. Los talos se hidrataron durante la noche a partir del rocío o del vapor atmosférico, lo que al amanecer les permitió tener un periodo de captación de CO₂ que fue más largo en los talos que se desarrollan en exposición norte con respecto a los talos que se desarrollan en otras exposiciones.

Asimismo, como ya ha sido estudiado por diversos autores, una misma especie líquénica presenta adaptaciones fisiológicas (Harris, 1971; Lechowicz & Adams, 1973; Kappen, 1983; Tretiach & Brown, 1995), morfológicas y estructurales (Kunkel, 1980; Snelgar & Green, 1981; Tretiach & Brown, 1995; Pintado et al., 1997) según el microclima propio del medio en el que se desarrolla.

Es decir, tanto la actividad metabólica de los líquenes como sus características morfológicas y estructurales, (que a su vez van a influir sobre aspectos tales como la capacidad de captación y retención hídrica), responderán fundamentalmente al microclima propio del hábitat, además de relacionarse con el macroclima regional.

En este trabajo se han caracterizado las condiciones microclimáticas a las que se encuentran sometidos los talos de las especies líquénicas *T. lacunosus* (Rupr.) Sav. y *R. bourgeana* Nyl. en el hábitat en el que desarrolla cada una de ellas, con el fin de poder relacionar las diferencias morfológicas, estructurales y fisiológicas existentes entre ellas con los parámetros microclimáticos de las localidades propias de cada una de las dos especies.

Además, aunque ambas especies son características y abundantes en la provincia de Almería, habitan en dos zonas claramente diferenciadas. *R. bourgeana* se encuentra en la banda costera (Cabo de Gata) mientras que *T. lacunosus* coloniza el área continental (Desierto de Tabernas). Por ello se han podido caracterizar las diferencias entre los parámetros microclimáticos de una localidad de costa y de una localidad continental pertenecientes ambas al sureste semiárido de la Península Ibérica.

Asimismo, en cada una de las dos localidades estudiadas se han determinado las condiciones microclimáticas a las que se encuentran sometidos los talos dos exposiciones diferentes. Una con gran abundancia de talos de la especie estudiada y otra con escasa presencia de talos. De esta manera se ha podido comprobar de forma más amplia el rango de condiciones microclimáticas, (desde las óptimas hasta las límite), bajo las cuáles estas especies son capaces de desarrollarse.

Además, en el caso de *T. lacunosus* se han relacionado las diferencias microclimáticas entre exposiciones con diferencias en las horas de actividad y tasas de fotosíntesis neta de los talos.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Los estudios microclimáticos de *T. lacunosus* se han llevado a cabo en la localidad del Cautivo (Desierto de Tabernas, Almería). Se seleccionó un talo perteneciente a una ladera con exposición este en la que existen pocos talos de esta especie y en general de pequeño tamaño (figura 10), y otro talo situado en una comunidad de vaguada separada sólo unos metros de la anterior, con gran cantidad de talos de gran tamaño de *T. lacunosus* (figura 11).

Los estudios microclimáticos de *R. bourgeana* se realizaron en la localidad de El Barranco del Sabinar (Cabo de Gata, Almería) perteneciente al Centro de Experiencias Michelin. Se utilizó un talo perteneciente a una comunidad ornitocoprófila localizada en el espolón de una roca, y un talo orientado al noreste de otra roca situada justo al lado de la anterior. En la exposición noreste la abundancia y tamaño de talos de esta especie es significativamente más alta que en el espolón de la misma roca. En la figura 12a se muestra el aspecto general de las rocas en las que se encontraban los talos que se utilizaron para hacer este estudio. En la figura 12b se observa un detalle del aspecto que presentaba la población de *R. bourgeana* localizada en exposición noreste, y en la 12c la población localizada en el espolón de la roca.

Figura 10. Ladera con exposición este de la localidad del Cautivo.

Figura 11. Comunidad de vaguada de la localidad del Cautivo.

Figura 12. (Página 40). Localidad del Barranco del Sabinar. a.- Aspecto general de las rocas seleccionadas para llevar a cabo los estudios microclimáticos sobre *R. bourgeana*. b.- Detalle de la población de *R. bourgeana* localizada en exposición noreste. c.- Población seleccionada en el espolón de la roca.





12a



12b



12c

En cada uno de los talos se colocó un sensor fino de temperatura de 0.4 mm de grosor (Thermistor, Grant Instrument, G.B.) entre las lacinias del liquen y en contacto con la superficie de las mismas con el fin de medir (en grados centígrados) la temperatura del talo liquénico. En las proximidades de cada talo seleccionado se situó un sensor de humedad relativa (Humicap, Vaisala, Finlandia) y un sensor de luz (LI-190SB, USA) que permitió medir la densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD), expresada en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, que incide sobre los talos. En la figura 13 se muestran distintas imágenes de los sensores colocados en los talos de cada una de las localidades seleccionadas.

En cada una de las localidades se situó un data-logger (Squirrel Series 1200, Grant, G.B.) al que se conectaron los sensores colocados en las dos exposiciones seleccionadas. Los sensores tomaron las medidas cada dos minutos, siendo registrada automáticamente la media cada 20 minutos en el data-logger. De ésta manera se ha podido estudiar la evolución diaria de los parámetros microclimáticos caracterizando así de forma más fina las diferencias microclimáticas entre exposiciones y localidades diferentes.

Los datos almacenados en los data-logger se volcaron periódicamente en un ordenador portátil Compaq utilizando el programa sq.

Éstos estudios se han realizado de forma continuada durante el periodo de tiempo comprendido entre Febrero de 1998 y Marzo de 1999 en la localidad de El Barranco del Sabinar, y entre Febrero de 1998 y Mayo de 1999 en la localidad de El Cautivo.

El sensor de temperatura colocado en el talo de *R. bourgeana* situado en el espolón de la roca se estropeó en el mes de Marzo de 1999, por lo que se han perdido los datos de T^a de ese mes.

Figura 13. a.- Sensores de PPFD, HR y T^a (la flecha indica la zona en que el sensor de T^a entra en contacto con las lacinias del liquen), situados en los alrededores de *T. lacunosus* de vaguada. b.- Sensor de PPFD situado en los alrededores de *T. lacunosus* de ladera este. c.- Sensores de medida de la HR y T^a de *T. lacunosus* de ladera este (la flecha indica la zona en que el sensor de T^a entra en contacto con las lacinias del liquen). d.- Sensores de PPFD, HR y T^a (la flecha indica la zona en que el sensor de T^a entra en contacto con las lacinias del liquen), situados en la población de *R. bourgeana* con exposición noreste. e.- Sensores de medida de la HR, PPFD y T^a (la flecha indica la zona en que el sensor de T^a entra en contacto con las lacinias del liquen), situados en la población de *R. bourgeana* localizada en el espolón de la roca.



13a



13b



13c



13d



13e

EVALUACIÓN DE DATOS.

Las representaciones gráficas mostradas en los resultados se han realizado utilizando los programas EXCELL 5.0 y SIGMA PLOT 4.01.

Los parámetros calculados a partir de los datos obtenidos para cada exposición caracterizada en cada localidad han sido:

- Temperatura media, máxima absoluta y mínima absoluta mensual: valor medio, máximo y mínimo obtenidos a partir de todos los datos almacenados durante cada uno de los meses del año.
- Temperatura media mensual de las máximas y mínimas: valor medio obtenido a partir de los datos de temperatura máxima y mínima registradas cada día del mes.
- Temperatura media, máxima absoluta y mínima absoluta mensual diurna y nocturna: valor medio, máximo y mínimo obtenidos a partir de todos los datos almacenados durante cada uno de los meses del año cuando la PPFD incidente es mayor de $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y cuando es menor o igual a $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente.
- Temperatura media mensual de las máximas y mínimas diurnas y nocturnas: valor medio obtenido a partir de los datos de temperatura máxima y mínima registradas cada día del mes cuando la PPFD incidente es mayor de $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y cuando es menor o igual a $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente.
- Para el estudio de la humedad relativa se han calculado valores medios, máximos y mínimos equivalentes a los descritos para temperatura.

Todos los parámetros relativos a temperatura se han expresado en ° C y los de humedad relativa en %.

- Densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) media, máxima y mínima mensual de la PPFD diaria (expresado en $\text{mol m}^{-2} \text{día}^{-1}$): valores medio, máximo y mínimo obtenidos a partir de los datos de PPFD acumulada cada día del mes.

- PPFD mensual (expresada en $\text{mol m}^{-2} \text{mes}^{-1}$): PPFD que ha recibido cada una de las orientaciones estudiadas durante todo el mes.

En el estudio de la PPFD no se ha hecho separación de los datos diurnos y de los datos nocturnos porque la PPFD nocturna siempre sería cero y la diurna, coincide con la calculada cuando se consideran todos los datos registrados (PPFD diaria acumulada).

En las representaciones gráficas junto con los valores medios se han indicado los correspondientes valores de desviación estándar.

El análisis estadístico de los datos se ha realizado mediante análisis de la varianza, (ANOVA DE UNA VÍA), con el fin de establecer las diferencias estadísticamente significativas entre parámetros. Cuando tras aplicar ANOVA las diferencias fueron significativas ($p < 0.05$), los valores medios fueron comparados utilizando los test de Student-Newman-Keuls (SNK) y de Tukey. Para llevar a cabo éstos análisis se ha utilizado el programa estadístico SIGMA STAT 2.0

RESULTADOS.

ESTUDIO DE LA TEMPERATURA: VARIACIÓN MENSUAL DE LA TEMPERATURA MEDIA, MÁXIMA, MÍNIMA Y MEDIA DE LAS MÁXIMAS Y MÍNIMAS.

La figura 14 muestra el estudio de la variación mensual de la temperatura (T^a) media, máxima absoluta y mínima absoluta, obtenido a partir de los datos registrados en cada una de las exposiciones de las dos localidades seleccionadas. También en esta figura se muestra la evolución de las medias de las máximas y mínimas mensuales.

Las figuras 15 y 16 muestran los mismos parámetros indicados en la figura 14 pero considerando por separado los datos registrados durante el día (figura 15) y durante la noche (figura 16).

- En cuanto a la variación mensual de las temperaturas (T^a) medias de los talos de *T. lacunosus*, se observa la T^a media mensual más alta en los talos de ambas exposiciones se alcanzó en Julio de 1998 (29.5 ° C en ambas exposiciones). En el mes de Diciembre de 1998 se alcanzaron las más bajas en ambas exposiciones (6.1 ° C en vaguada y 7.6 ° C en ladera). Las T^a medias diurnas más altas también aparecieron en el mes de Julio, siendo de 35.5 ° C y 34.8 ° C en el talo de vaguada y en el de ladera respectivamente. Las más bajas se registraron en Diciembre en *T. lacunosus* de vaguada (9.1 ° C), y en Diciembre y Enero en el talo de ladera (11.0 ° C / 11.3 ° C). Las T^a medias mensuales nocturnas más altas aparecieron en Agosto en vez de registrarse en Julio (20.6 ° C en vaguada y 21.5 ° C en ladera). Las más bajas también se registraron en Diciembre (4.1 ° C en vaguada y 5.3 ° C en ladera).

La evolución mensual de las temperaturas medias de los talos de *R. bourgeana* fue muy parecida a la explicada para *T. lacunosus*, con la diferencia de que la media

más alta se registró en el mes de Agosto de 1998 en el talo con exposición noreste (29.1 ° C), y en los meses de Julio y Agosto de 1998 en el talo situado en el espolón (30.9 ° C). Los datos diurnos mostraron los mismos resultados (32.5 ° C en Agosto en el talo noreste y 36.2 ° C en Julio y Agosto en el talo del espolón). Las T^a medias nocturnas más altas se han dado en el mes de Agosto en las dos exposiciones estudiadas en *R. bourgeana* (24.5 ° C en exposición noreste y 23.6 ° C en el espolón). Las temperaturas medias más bajas en los talos de *R. bourgeana* se registraron en el mes de Enero de 1999 en el talo noreste (11.4 ° C) y en los meses de Diciembre de 1998 y Enero de 1999 en el talo del espolón (11.6 ° C y 11.5 ° C respectivamente). De nuevo los datos diurnos mostraron los mismos resultados (13.6 ° C en el talo noreste y 15.2 ° C / 15.3 ° C en el espolón). Sin embargo, las T^a medias mensuales nocturnas más bajas aparecieron en los talos de ambas exposiciones en los meses de Enero y Febrero de 1999 (9.8 ° C / 9.6 ° C en exposición noreste y 8.6 ° C / 8.5 ° C en el espolón).

- La T^a media mensual fue más alta en el talo de *T. lacunosus* situado en la ladera que en el talo de vaguada durante todo el periodo de estudio excepto en los meses de Mayo, Junio, Julio y Agosto de 1998 y Mayo de 1999, en los que no se observó diferencia significativa entre las dos exposiciones. En cambio, si se consideran las temperaturas medias mensuales diurnas, éstas han sido más altas en el talo de ladera este en todos los meses estudiados, excepto en los meses de Mayo, Junio y Julio de 1998 y Mayo de 1999 en los que el talo de vaguada presentó mayor temperatura media. En Agosto presentaron la misma temperatura. A su vez, las T^a medias mensuales nocturnas del talo de vaguada han sido inferiores que las del talo de ladera durante todo el periodo de estudio.

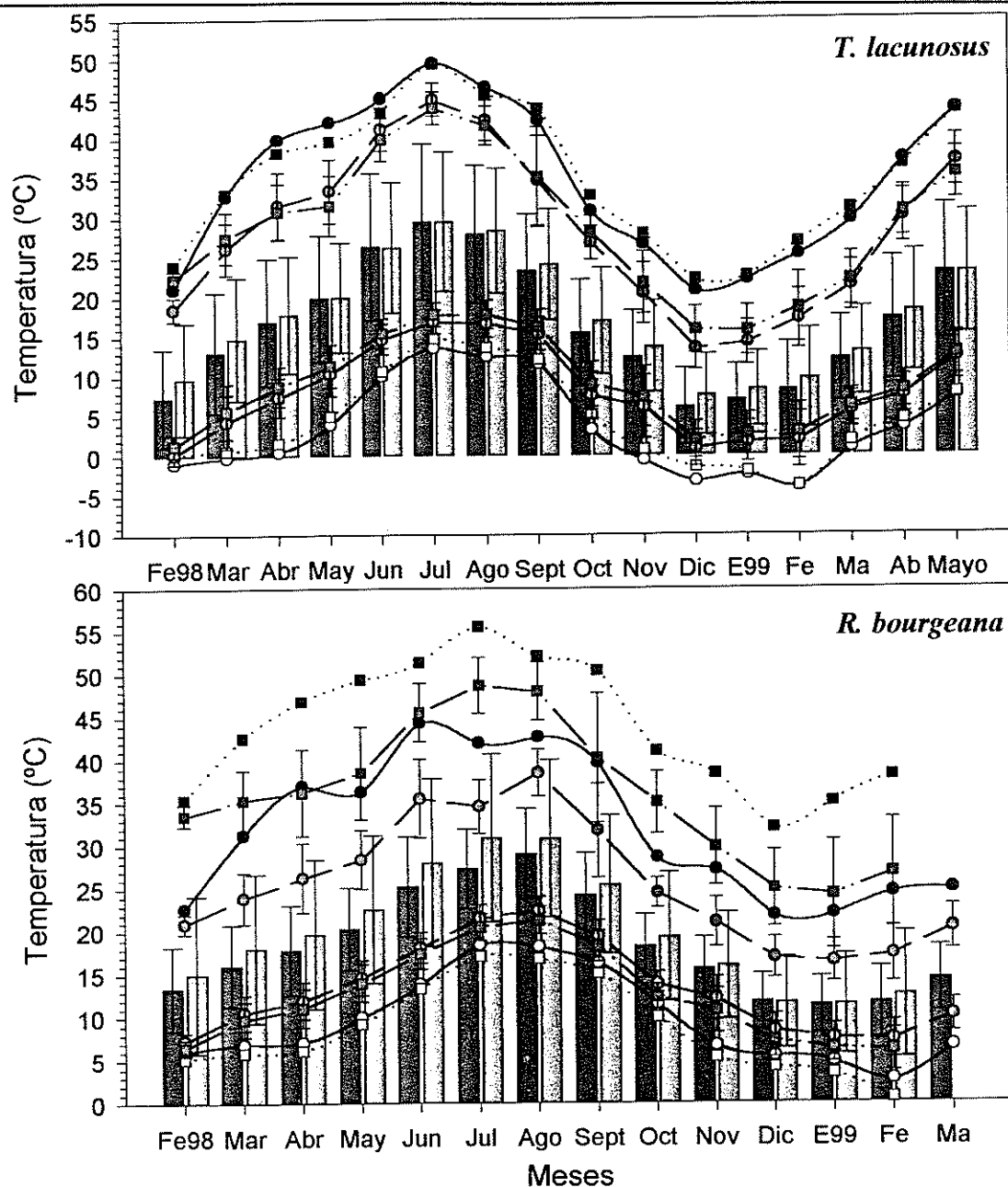


Figura 14. Variación mensual de la temperatura media, máxima, mínima y media de las máximas y mínimas.

- Tª media registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- Tª media registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- Tª máxima mensual absoluta registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- Tª mínima mensual absoluta registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- ...■... Tª máxima mensual absoluta registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- ...□... Tª mínima mensual absoluta registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- Tª media mensual de las máximas y mínimas registradas en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- ... Tª media mensual de las máximas y mínimas registradas en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón

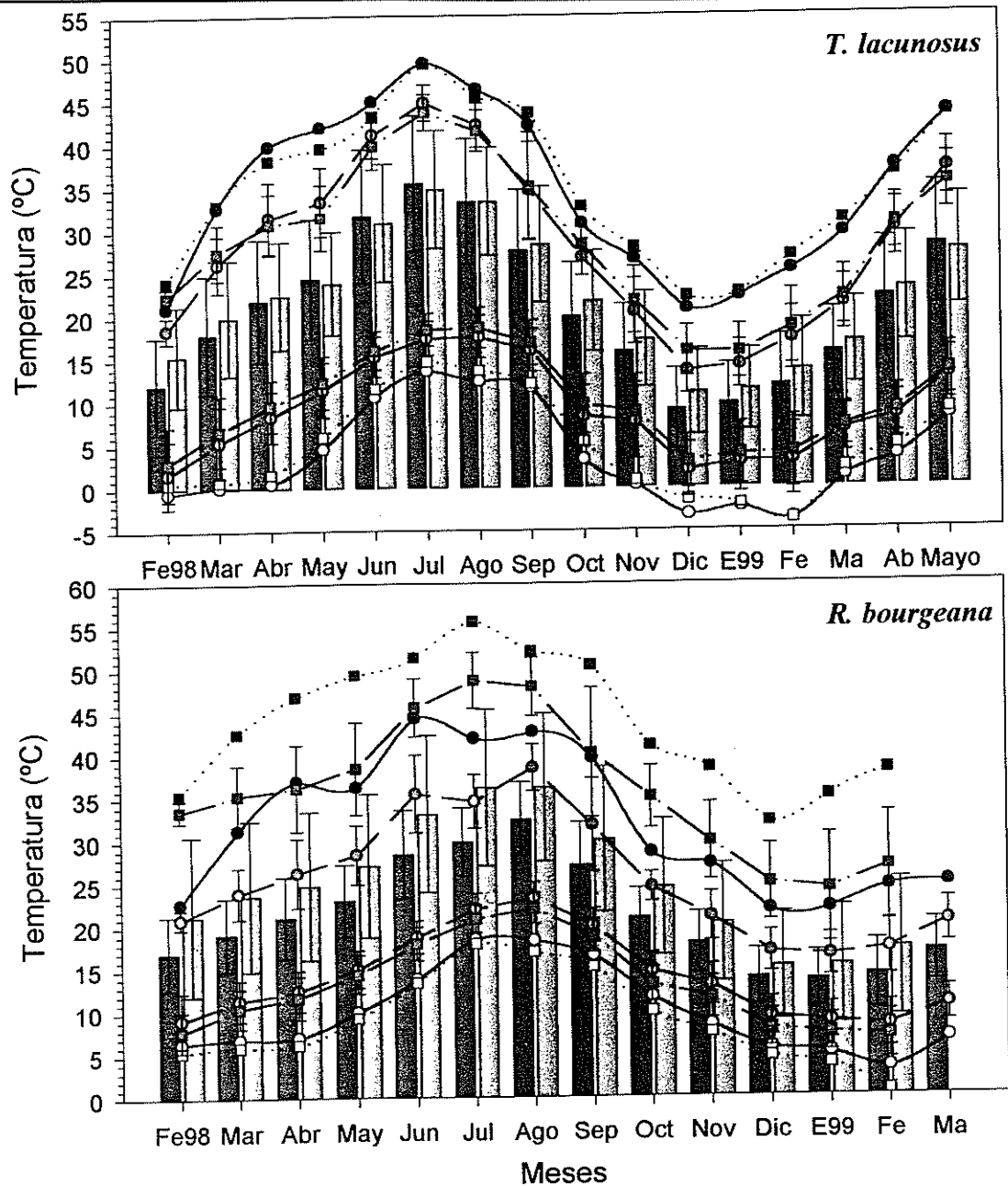


Figura 15. Variación mensual de la temperatura media, máxima, mínima y media de las máximas y mínimas diurnas.

- Tª media diurna registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- Tª media diurna registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- Tª máxima mensual absoluta diurna registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- Tª mínima mensual absoluta diurna registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- ...■... Tª máxima mensual absoluta diurna registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- ...□... Tª mínima mensual absoluta diurna registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- Tª media mensual de las máximas y mínimas diurnas registradas en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- Tª media mensual de las máximas y mínimas diurnas registradas en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón

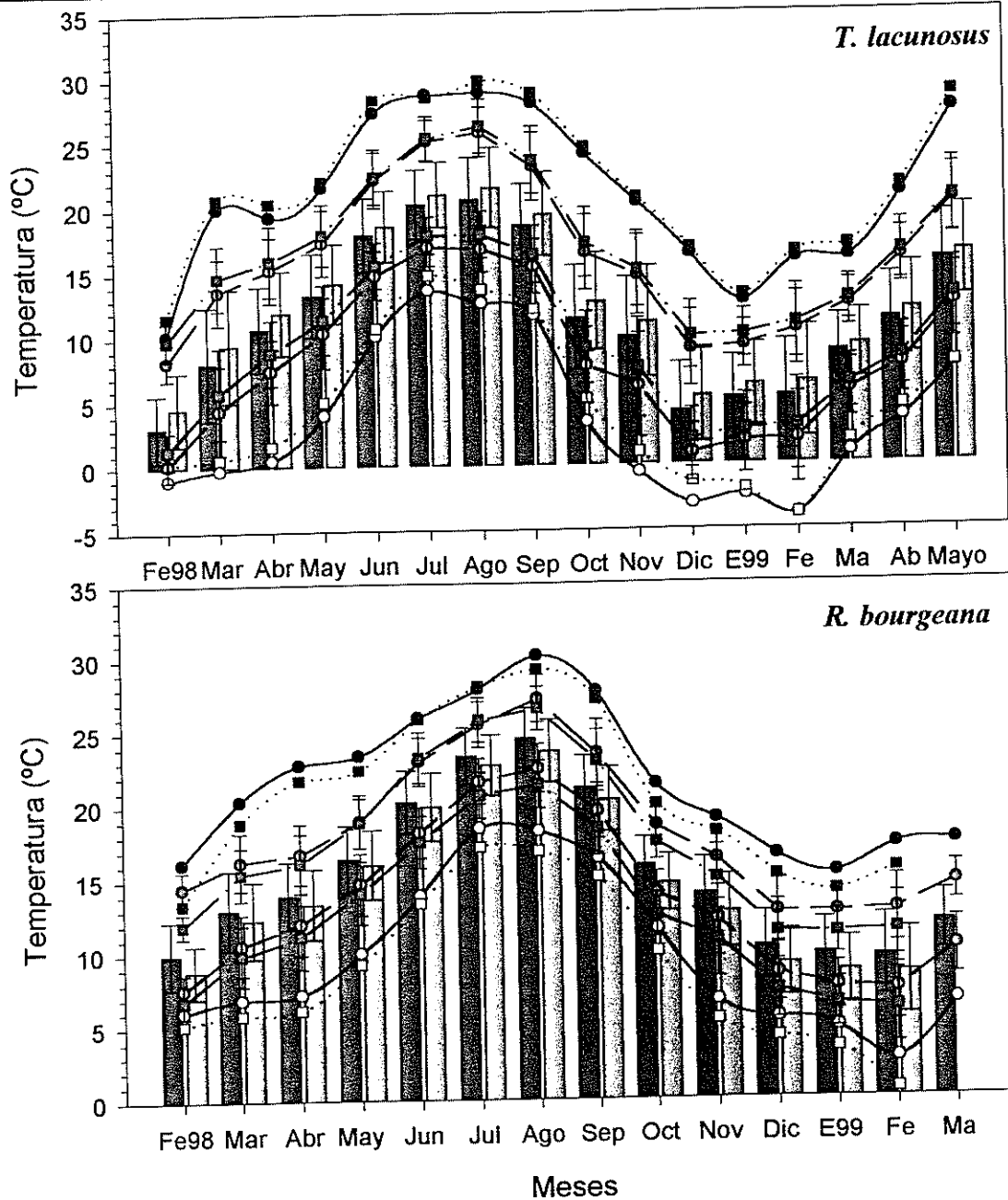


Figura 16. Variación mensual de la temperatura media, máxima, mínima y media de las máximas y mínimas nocturnas.

- T° media nocturna registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- T° media nocturna registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- T° máxima mensual absoluta nocturna registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- T° mínima mensual absoluta nocturna registrada en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- ... T° máxima mensual absoluta nocturna registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- ... T° mínima mensual absoluta nocturna registrada en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón
- T° media mensual de las máximas y mínimas nocturnas registradas en *T. lacunosus* vaguada / *R. bourgeana* noreste
- T° media mensual de las máximas y mínimas nocturnas registradas en *T. lacunosus* ladera este / *R. bourgeana* espolón

El talo de *R. bourgeana* situado en el espolón de la roca presentó temperaturas medias mensuales más altas que el talo situado en exposición noreste durante todo el periodo de estudio excepto en los meses de Diciembre de 1998 y Enero de 1999 en que no hubo diferencia significativa entre ambos. Las T^a medias mensuales diurnas fueron más altas en el talo del espolón todos los meses estudiados (incluso en Diciembre y Enero). Mientras que, las medias mensuales nocturnas fueron más altas en la exposición noreste durante todo el periodo considerado.

- La tabla 1 muestra las diferencias entre las temperaturas medias mensuales de las dos exposiciones de cada localidad. En esta tabla se muestran también las mismas diferencias pero para los datos diurnos y para los nocturnos.

En los talos de *T. lacunosus* se puede observar que a medida que se acercan los meses de verano, el talo de vaguada sufre un aumento marcado de sus temperaturas medias debido a un aumento de las temperaturas diurnas, disminuyendo así las diferencias entre las temperaturas medias de las dos exposiciones. De nuevo, al terminar el verano y llegar el otoño, las temperaturas del talo de vaguada vuelven a disminuir en relación a las del talo de ladera, lo cual provoca un incremento en las diferencias existentes entre las dos exposiciones. Cuando se estudian los datos registrados durante el día se observa la misma tendencia, pero con la diferencia de que en los meses de Mayo, Junio y Julio la T^a media diurna del talo de vaguada asciende tanto que incluso sobrepasa a la del talo este. Los datos registrados durante la noche muestran resultados similares, aunque la vaguada registra T^a medias más bajas incluso en verano, es en estos meses cuando disminuyen las diferencias entre las medias nocturnas de ambas localidades.

En cambio las diferencias de temperatura existentes entre los talos de *R. bourgeana* se incrementan mucho hacia la primavera y el verano. Esto es debido a que el talo situado en el espolón de la roca manifiesta una fuerte subida de sus temperaturas medias en relación a las registradas en el talo noreste. En cambio, al llegar el invierno

las temperaturas medias de los talos de ambas exposiciones tienden a igualarse. Las temperaturas medias diurnas registradas en las dos exposiciones también disminuyen sus diferencias hacia el invierno, aunque el talo del espolón sigue manteniendo medias más altas incluso en estos meses. Sin embargo las temperaturas medias nocturnas disminuyen sus diferencias en los meses de primavera y verano, debido a que la T^a media nocturna del talo del espolón se acerca más en estos meses a la del talo con exposición noreste que en los meses de otoño e invierno.

- La tabla 1 muestra también las diferencias de temperatura existentes entre la media mensual diurna y la media mensual nocturna obtenidas para cada talo estudiado cada uno de los meses. Estas diferencias han sido del mismo orden en los dos talos de *T. lacunosus*, un poco más altas en el talo de *R. bourgeana* localizado en el espolón y significativamente más bajas en el talo de *R. bourgeana* noreste. A su vez se aprecia que hacia la primavera y verano se incrementan estas diferencias en los cuatro talos estudiados, aunque este efecto es menos marcado en el talo de *R. bourgeana* noreste.

TABLA 1: Diferencias de temperatura (expresada en ° C) existentes entre (se ha restado siempre el valor más alto menos el más bajo):

1. Las temperaturas medias mensuales de los dos talos de *T. lacunosus* estudiados.
2. Las temperaturas medias mensuales de los dos talos de *R. bourgeana* estudiados.
3. Las temperaturas medias mensuales diurnas de los dos talos de *T. lacunosus*.
4. Las temperaturas medias mensuales diurnas de los dos talos de *R. bourgeana*.
5. Las temperaturas medias mensuales nocturnas de los dos talos de *T. lacunosus*.
6. Las temperaturas medias mensuales nocturnas de los dos talos de *R. bourgeana*.
7. Las temperaturas medias mensuales diurnas y nocturnas de *T. lacunosus* vaguada.
8. Las temperaturas medias mensuales diurnas y nocturnas de *T. lacunosus* este.
9. Las temperaturas medias mensuales diurnas y nocturnas de *R. bourgeana* noreste.
10. Las temperaturas medias mensuales diurnas y nocturnas de *R. bourgeana* espolón.

Meses	1.	2.	3.	4.	5	6.	7.	8.	9.	10.
Febrero 1998	2.39	1.63	3.40	4.27	1.48	1.14	8.97	10.89	7.04	12.45
Marzo 1998	1.72	1.98	1.95	4.53	1.36	0.70	9.93	10.52	6.15	11.37
Abril 1998	0.92	1.83	0.57	3.73	1.22	0.59	11.18	10.53	7.15	11.46
Mayo 1998	0.12	2.31	0.52	4.07	0.91	0.40	11.17	9.74	6.65	11.11
Junio 1998	0.08	2.79	0.79	4.67	0.67	0.34	13.81	12.35	8.22	13.23
Julio 1998	0.022	3.63	0.68	6.32	0.74	0.63	15.25	13.83	6.56	13.51
Agosto 1998	0.44	1.81	0.00	3.69	0.89	0.89	12.79	11.90	7.99	12.56
Septiembre 1998	0.78	1.23	0.66	3.00	0.84	0.82	9.07	8.89	5.97	9.79
Octubre 1998	1.52	1.09	1.75	3.55	1.26	1.24	8.59	9.09	5.08	9.87
Noviembre 1998	1.27	0.33	1.34	2.27	1.16	1.25	5.99	6.17	4.12	7.64
Diciembre 1998	1.51	0.13	1.96	1.29	1.13	1.18	4.95	5.78	3.60	6.07
Enero 1999	1.27	0.09	1.57	1.73	1.01	1.21	4.62	5.18	3.75	6.69
Febrero 1999	1.42	0.88	1.74	3.09	1.05	1.15	6.62	7.31	4.56	8.80
Marzo 1999	0.91		1.23		0.51	0.24	6.99	7.7	5.06	
Abril 1999	0.97		1.00		0.75		10.93	11.18		
Mayo 1999	0.04		0.68		0.55		12.36	11.15		
Media y σ_{n-1}	0.96 ± 0.67	1.52 ± 1.00	1.24 ± 0.82	3.55 ± 1.33	0.97 ± 0.29	0.84 ± 0.36	9.59 ± 3.2	9.51 ± 2.5	5.85 ± 1.52	10.35 ± 2.46

- En los dos talos de *T. lacunosus* la T^a media de las máximas más alta se ha alcanzado en el mes de Julio (44.9 ° C en vaguada y 43.8 ° C en ladera). En el caso de los talos de *R. bourgeana* la T^a media de las máximas más alta en el talo noreste ha aparecido en el mes de Agosto (38.5 ° C) coincidiendo con la aparición de la T^a media mensual más alta en este mismo talo. En el talo de *R. bourgeana* del espolón la T^a media de las máximas en este talo ha aparecido en los meses de Julio y Agosto, ya que no hubo diferencia significativa entre las medias de las máximas de estos dos meses (48.7 ° C y 48.0 ° C respectivamente).

Las T^a medias de las máximas nocturnas presentaron sus valores más altos en los meses de Julio y Agosto en todos los talos estudiados excepto en el talo de *R. bourgeana* noreste que el valor más alto se registró sólo en Agosto (25.1 ° C / 25.8 ° C en *T. lacunosus* vaguada, 25.3 ° C / 26.3 ° C en *T. lacunosus* de ladera, 27.2 ° C en *R. bourgeana* noreste y 25.8 ° C / 26.5 ° C en *R. bourgeana* del espolón).

En los dos talos de *T. lacunosus*, sólo se registraron medias de las máximas superiores a 40 ° C en los meses de Junio, Julio y Agosto de 1998. *R. bourgeana* con exposición noreste no mostró medias de las máximas superiores a 40 ° C. El talo del espolón, en cambio, en los meses de Junio, Julio y Agosto de 1998 alcanzó T^a medias de las máximas superiores a los 40 ° C.

Las T^a medias de las máximas más bajas se registraron en los meses de Diciembre de 1998 y Enero de 1999 en los talos de las dos localidades. *R. bourgeana* noreste también en Febrero de 1999 registró una de las medias de las máximas más baja. En este caso, en los meses de invierno, las medias de las máximas de todos los talos se encontraron en torno a los 15-17 ° C excepto en el talo de *R. bourgeana* situado en el espolón que mostró valores en torno a los 25 ° C. Las medias de las máximas nocturnas más bajas se registraron en los meses de Diciembre de 1998, Enero y Febrero de 1999 en todos los talos estudiados excepto en *T. lacunosus* de vaguada, que en Febrero ya presentó un T^a media de las máximas mayor que la registrada en Diciembre

(8.9 ° C / 9.2 ° C en *T. lacunosus* de vaguada, 9.9 ° C / 10.1 ° C / 11 ° C en *T. lacunosus* de ladera este, 12.6 ° C / 12.6 ° C / 12.8 ° C en *R. bourgeana* noreste y 11.3 ° C / 11.2 ° C / 11.4 ° C en *R. bourgeana* espolón).

Las temperaturas máximas obtenidas a partir de todos los datos registrados durante cada mes coinciden con las temperaturas máximas obtenidas cuando se consideran sólo los datos registrados durante el día. Así, el comentario de los resultados de las máximas diurnas no aporta nada nuevo a los ya indicados, y por ello a lo largo de toda la exposición no se comentarán las máximas diurnas.

- La T^a media de las máximas registrada en *T. lacunosus* de ladera este fue más alta que la del talo de vaguada en todos los meses estudiados excepto en el periodo comprendido entre Abril y Agosto de 1998, en que fue más alta la media de las máximas del talo de vaguada. Si bien, las diferencias entre las medias de las máximas de estas dos exposiciones no fueron muy elevadas (como se muestra en la tabla 2), y por ello, tras aplicar ANOVA de una vía sólo se considera que los valores del talo de ladera fueron significativamente mayores en los meses de Febrero, Octubre, Diciembre de 1998 y Enero de 1999. Asimismo, sólo se considera que la temperatura media de las máximas del talo de vaguada fue significativamente mayor el mes de Julio de 1998. En cambio, estas diferencias fueron mucho más importantes entre las dos exposiciones estudiadas en el Barranco del Sabinar, donde el talo del espolón registró medias de las máximas mucho más altas que el talo noreste en todos los meses estudiados.

Igualmente, las T^a medias de las máximas nocturnas de *T. lacunosus* de ladera fueron más altas que en el talo de vaguada. Pero dado que las diferencias entre los valores de los talos de las dos exposiciones estudiadas en el desierto fueron muy pequeñas (tabla 2), los resultados del análisis estadístico indican que no hay diferencia significativa entre las temperaturas medias de las máximas nocturnas de los talos de las dos exposiciones en ninguno de los meses estudiados. En el caso de la localidad costera, *R. bourgeana* noreste presentó T^a medias de las máximas nocturnas más altas que el talo

de espolón todos los meses estudiados excepto Junio y Julio en los que el talo de espolón presentó valores un poco más elevados. La Tabla 2 muestra las diferencias entre las temperaturas medias de las máximas nocturnas de las dos exposiciones. Tras la aplicación del análisis estadístico se puede considerar que en el periodo comprendido entre los meses de Octubre de 1998 y Marzo de 1999, *R. bourgeana* noreste presentó valores significativamente más altos que el talo de espolón.

TABLA 2: Diferencias de temperatura (expresada en ° C) existentes entre (se ha restado siempre el valor más alto menos el más bajo):

1. La T^a media de las máximas de *T. lacunosus* este y *T. lacunosus* vaguada.
2. La T^a media de las máximas de *R. bourgeana* espolón y *R. bourgeana* noreste.
3. La T^a media de las máximas nocturnas de *T. lacunosus* este y *T. lacunosus* vaguada.
4. La T^a media de las máximas nocturnas de *R. bourgeana* espolón y *R. bourgeana* noreste.

Meses	1.	2.	3.	4.
Febrero 1998	3.83	12.63	1.59	2.54
Marzo 1998	1.37	11.39	1.09	0.83
Abril 1998	0.75	9.95	0.67	0.61
Mayo 1998	1.82	10.11	0.63	0.10
Junio 1998	1.27	10.04	0.22	0.26
Julio 1998	1.10	14.15	0.19	0.30
Agosto 1998	0.66	9.49	0.47	0.67
Septiembre 1998	0.46	8.47	0.49	0.51
Octubre 1998	1.42	10.51	0.77	1.10
Noviembre 1998	1.34	8.80	0.47	1.28
Diciembre 1998	2.34	8.08	1.02	1.36
Enero 1999	1.56	7.78	0.87	1.39
Febrero 1999	1.43	9.59	0.57	1.36
Marzo 1999	0.81		0.37	
Abril 1999	0.62		0.48	
Mayo 1999	1.59		0.20	
Media y σ_{n-1}	1.40 ± 0.81	10.07 ± 1.81	0.63 ± 0.37	0.95 ± 0.66

Las temperaturas mínimas obtenidas a partir de todos los datos registrados

durante el mes coinciden con las temperaturas mínimas obtenidas cuando se consideran sólo los datos nocturnos. Por tanto el comentario de resultados de las mínimas nocturnas no aporta nada nuevo a lo ya indicado, así que a lo largo de toda la exposición de resultados no se hablará de las mínimas nocturnas.

- Las temperaturas medias de las mínimas registradas en los talos de *T. lacunosus* han presentado sus valores más altos en los meses de Julio y Agosto de 1998 (16.9 ° C / 16.7 ° C en *T. lacunosus* de vaguada, y 17.8 ° C / 17.8 ° C en *T. lacunosus* este). Las medias de las mínimas diurnas presentaron sus valores más altos en los mismos meses (17.4 ° C / 16.5 ° C en *T. lacunosus* de vaguada, y 18.4 ° C / 18.7 ° C en *T. lacunosus* de ladera) Los talos de *R. bourgeana* registraron las temperaturas medias de las mínimas más altas en Agosto de 1998 (22.5 ° C en *R. bourgeana* noreste y 21.3 ° C en *R. bourgeana* de espolón). Las medias de las mínimas diurnas más altas aparecieron también en Agosto en ambos talos (23.3 ° C en *R. bourgeana* noreste y 22.0 ° C en *R. bourgeana* de espolón).

Los valores más bajos entre las medias de las temperaturas mínimas aparecieron en Diciembre de 1999 en *T. lacunosus* vaguada (0.9 ° C), en Diciembre de 1998, Enero y Febrero de 1999 en *T. lacunosus* de ladera y *R. bourgeana* del espolón (2 ° C, 2.7 ° C, y 3 ° C en *T. lacunosus* y 7.3 ° C, 6.4 ° C, y 6.1 ° C en *R. bourgeana*), y en Enero y Febrero de 1999 en *R. bourgeana* noreste (7.6 ° C / 7.4 ° C). En el estudio de las temperaturas medias de las mínimas no se han encontrado valores por debajo de los 0° C. El estudio de las temperaturas medias de las mínimas diurnas ha mostrado que los valores más bajos aparecieron en los cuatro talos estudiados en los meses de Diciembre de 1998, Enero y Febrero de 1999 (2 ° C / 3.0 ° C / 3.1 ° C en *T. lacunosus* vaguada, 3.0 ° C / 3.8 ° C / 4.1 ° C en *T. lacunosus* este, 9.3 ° C / 8.7 ° C / 8.3 ° C en *R. bourgeana* noreste y 8 ° C / 7.4 ° C / 7.1 ° C en *R. bourgeana* del espolón)

- Las medias de las temperaturas mínimas fueron más altas en el talo de *T. lacunosus* situado en ladera este con respecto al talo de vaguada en todos los meses estudiados. En general las diferencias entre los valores de los talos de las dos exposiciones no han sido muy llamativas (tabla 3, figura 14), por lo que sólo se considera diferencia significativa en los meses de Abril, Julio, Agosto y Diciembre de 1998. El resto de los meses no hubo diferencia significativa entre las dos exposiciones. El estudio de las temperaturas medias de las mínimas diurnas muestra también que el talo de ladera este presentó valores un poco más altos que el talo de vaguada durante todo el periodo de estudio. Pero dado que las diferencias entre los valores de las dos exposiciones son muy pequeñas (tabla 3), de nuevo sólo se puede considerar que el talo de ladera presentó una temperatura media de las mínimas significativamente mayor en el mes de Julio de 1998.

En la localidad del Barranco del Sabinar, el talo situado en exposición noreste presentó temperaturas medias de las mínimas más altas que el talo del espolón en todos los meses estudiados. Pero aquí las diferencias entre las dos exposiciones tampoco han sido muy elevadas (tabla 3, figura 14), por lo que sólo se considera que las medias de las mínimas han sido significativamente más altas en el talo noreste en el periodo comprendido entre Julio de 1998 y Enero de 1999. El resto de los meses tampoco hubo diferencia significativa entre las dos exposiciones. Los datos diurnos han mostrado los mismos resultados (tabla 3).

TABLA 3: Diferencias de temperatura (expresada en ° C) existentes entre (se ha restado siempre el valor más alto menos el más bajo):

1. La T^a media de las mínimas de *T. lacunosus* este y *T. lacunosus* vaguada.
2. La T^a media de las mínimas de *R. bourgeana* noreste y *R. bourgeana* espolón.
3. La T^a media de las mínimas diurnas de *T. lacunosus* este y *T. lacunosus* vaguada.
4. La T^a media de las mínimas diurnas de *R. bourgeana* noreste y *R. bourgeana* espolón.

Meses	1.	2.	3.	4.
Febrero 1998	1.12	0.81	1.26	1.38
Marzo 1998	1.30	0.77	1.28	0.93
Abril 1998	1.38	0.88	1.26	0.77
Mayo 1998	1.00	0.63	0.84	0.60
Junio 1998	0.75	0.73	0.73	0.81
Julio 1998	0.90	1.02	1.01	1.19
Agosto 1998	1.10	1.14	1.06	1.27
Septiembre 1998	0.92	1.19	0.89	1.23
Octubre 1998	1.38	1.48	1.39	1.57
Noviembre 1998	1.32	1.36	1.13	1.45
Diciembre 1998	1.13	1.16	1.02	1.38
Enero 1999	0.93	1.18	0.85	1.32
Febrero 1999	1.02	1.23	0.95	1.27
Marzo 1999	0.50		0.43	
Abril 1999	0.58		0.70	
Mayo 1999	0.52		0.55	
Media y σ_{n-1}			0.96 ± 0.27	1.17 ± 0.30

- La tabla 4 muestra las diferencias existentes entre la temperatura media de las máximas y la temperatura media de las mínimas para cada mes en cada uno de los talos estudiados. También muestra las mismas diferencias para los datos diurnos y para los nocturnos. Se puede observar que las diferencias más pequeñas entre la T^a media de las máximas y las mínimas han aparecido en el talo de *R. bourgeana* noreste, mientras que las más altas han sido las del talo de *R. bourgeana* del espolón. También se observa que las diferencias en cada uno de los talos se hacen mayores en los meses de primavera y verano, disminuyendo después en el otoño y sobre todo en el invierno. Cuando se consideran los datos nocturnos, las diferencias entre la T^a media de las máximas y la T^a media de las mínimas para cada mes es más pequeña en los talos de *R. bourgeana* que en los talos de *T. lacunosus*, aunque en ambos casos las diferencias son mucho más pequeñas que cuando se consideran todos los datos o sólo los diurnos.

TABLA 4 (página 62): Diferencias de temperatura (expresada en °C) existentes entre:

1. La temperatura media de las máximas y la media de las mínimas para cada mes en *T. lacunosus* vaguada.
 2. La temperatura media de las máximas y la media de las mínimas para cada mes en *T. lacunosus* este.
 3. La temperatura media de las máximas y la media de las mínimas para cada mes en *R. bourgeana* noreste
 4. La temperatura media de las máximas y la media de las mínimas para cada mes en *R. bourgeana* espolón.
 5. La temperatura media de las máximas diurnas y la media de las mínimas diurnas para cada mes en *T. lacunosus* vaguada.
 6. La temperatura media de las máximas diurnas y la media de las mínimas diurnas para cada mes en *T. lacunosus* este.
 7. La temperatura media de las máximas diurnas y la media de las mínimas diurnas para cada mes en *R. bourgeana* noreste
 8. La temperatura media de las máximas diurnas y la media de las mínimas diurnas para cada mes en *R. bourgeana* espolón.
 9. La temperatura media de las máximas nocturnas y la media de las mínimas nocturnas para cada mes en *T. lacunosus* vaguada.
 10. La temperatura media de las máximas nocturnas y la media de las mínimas nocturnas para cada mes en *T. lacunosus* este.
 11. La temperatura media de las máximas nocturnas y la media de las mínimas nocturnas para cada mes en *R. bourgeana* noreste
 12. La temperatura media de las máximas nocturnas y la media de las mínimas nocturnas para cada mes en *R. bourgeana* espolón.
-

Meses	1.	2.	3.	4.	5	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.
Febrero 1998	18.3	21.01	13.60	27.04	16.84	19.41	11.74	25.76	7.96	8.43	6.91	5.14
Marzo 1998	21.78	21.85	13.38	25.54	20.71	20.80	12.54	24.86	9.17	8.95	5.65	5.54
Abril 1998	24.16	22.03	14.34	25.17	23.20	21.19	13.81	24.53	7.83	7.09	4.73	4.98
Mayo 1998	23.04	20.21	13.79	24.52	21.89	19.23	13.39	24.10	6.95	6.56	4.25	4.74
Junio 1998	26.46	24.44	17.41	28.18	25.83	23.83	16.76	27.62	7.39	6.83	4.82	5.72
Julio 1998	27.99	25.99	13.04	28.20	27.43	25.32	12.54	27.87	8.20	7.50	3.88	5.13
Agosto 1998	25.55	23.79	16.05	26.67	24.61	22.89	15.22	25.98	9.02	8.37	4.71	5.15
Septiembre 1998	19.33	18.88	12.26	21.92	18.63	18.21	11.69	21.39	7.70	7.28	3.91	4.57
Octubre 1998	19.25	19.28	10.70	22.69	18.51	18.53	9.80	21.88	8.73	8.10	4.63	4.98
Noviembre 1998	14.38	14.39	8.90	19.05	12.76	12.98	8.00	18.25	8.53	7.62	4.09	4.16
Diciembre 1998	12.65	13.86	8.48	17.72	11.54	12.86	7.57	17.04	8.05	7.94	4.18	3.93
Enero 1999	12.42	13.05	8.93	17.88	11.20	11.91	7.76	16.87	7.36	7.31	5.04	4.82
Febrero 1999	15.23	15.64	9.91	20.74	14.07	14.55	8.94	19.80	8.42	7.97	5.41	5.28
Marzo 1999	15.61	15.98	10.24		14.64	15.02	9.72		6.63	6.51	4.41	
Abril 1999	22.44	22.50			21.81	21.73			8.29	8.14		
Mayo 1999	24.70	22.60			23.99	21.86			7.94	7.54		
Media y σ_{n-1}	20.21 ± 5.05	19.72 ± 4.04	12.22 ± 2.77	23.49 ± 3.76	19.23 ± 5.25	18.77 ± 4.18	11.39 ± 2.87	22.76 ± 3.85	8.01 ± 0.70	7.63 ± 0.69	4.76 ± 0.81	4.93 ± 0.50

- La figura 17 muestra de forma conjunta la variación mensual de las temperaturas medias, máximas absolutas y mínimas absolutas registradas en las dos localidades estudiadas. La figura 18 muestra los mismos parámetros cuando se consideran sólo los valores registrados durante el día (18a) y cuando se consideran sólo los valores registrados durante la noche (18b).

La figura 19a muestra de forma conjunta la variación de la media de las máximas mensuales y de la media de las mínimas mensuales obtenidas en las dos localidades estudiadas. No se muestra una figura equivalente con los parámetros referentes a los valores diurnos porque los resultados no aportan diferencias relevantes ni información adicional con respecto a la obtenida ya en las figuras anteriores. La figura 19b muestra los mismos parámetros que la figura 19a cuando se consideran sólo los valores registrados durante la noche.

- Durante todos los meses comprendidos en el periodo de estudio, el talo de *R. bourgeana* localizado en el espolón de la roca ha presentado las T^a medias mensuales más altas, excepto en los meses de Diciembre de 1998 y Enero de 1999. En estos meses no hubo diferencia significativa entre la T^a media mensual del talo de espolón y la del talo de *R. bourgeana* noreste, aunque sí con las de los dos talos de *T. lacunosus* del desierto. A su vez, el talo de *R. bourgeana* noreste presentó T^a medias mensuales más elevadas que los talos de *T. lacunosus*, excepto en los meses de Abril, Mayo y Septiembre de 1998 en que su T^a media no presentó diferencia significativa con la registrada en *T. lacunosus* localizado en la ladera este. En Junio y Julio de 1998 los dos talos de *T. lacunosus* presentaron mayor T^a media que el talo de *R. bourgeana* noreste.

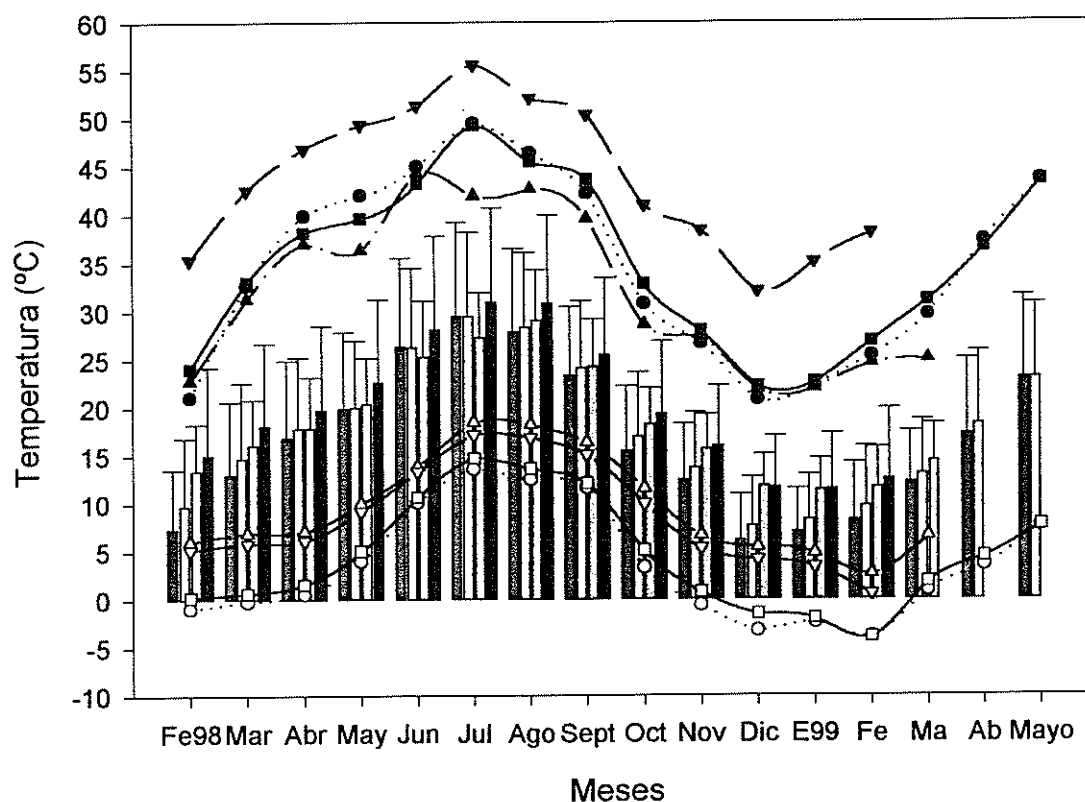


Figura 17. Variación mensual de la temperatura media, máxima absoluta y mínima absoluta registradas en *T. lacunosus* y *R. bourgeana*.

- Tª media mensual registrada en *T. lacunosus* vaguada
- Tª media mensual registrada en *T. lacunosus* ladera este
- ▒ Tª media mensual registrada en *R. bourgeana* noreste
- Tª media mensual registrada en *R. bourgeana* espolón
- ...●... Tª máxima absoluta mensual registrada en *T. lacunosus* vaguada
- ...○... Tª mínima absoluta mensual registrada en *T. lacunosus* vaguada
- Tª máxima absoluta mensual registrada en *T. lacunosus* ladera este
- Tª mínima absoluta mensual registrada en *T. lacunosus* ladera este
- ▲— Tª máxima absoluta mensual registrada en *R. bourgeana* noreste
- △— Tª mínima absoluta mensual registrada en *R. bourgeana* noreste
- ▼— Tª máxima absoluta mensual registrada en *R. bourgeana* espolón
- ▽— Tª mínima absoluta mensual registrada en *R. bourgeana* espolón

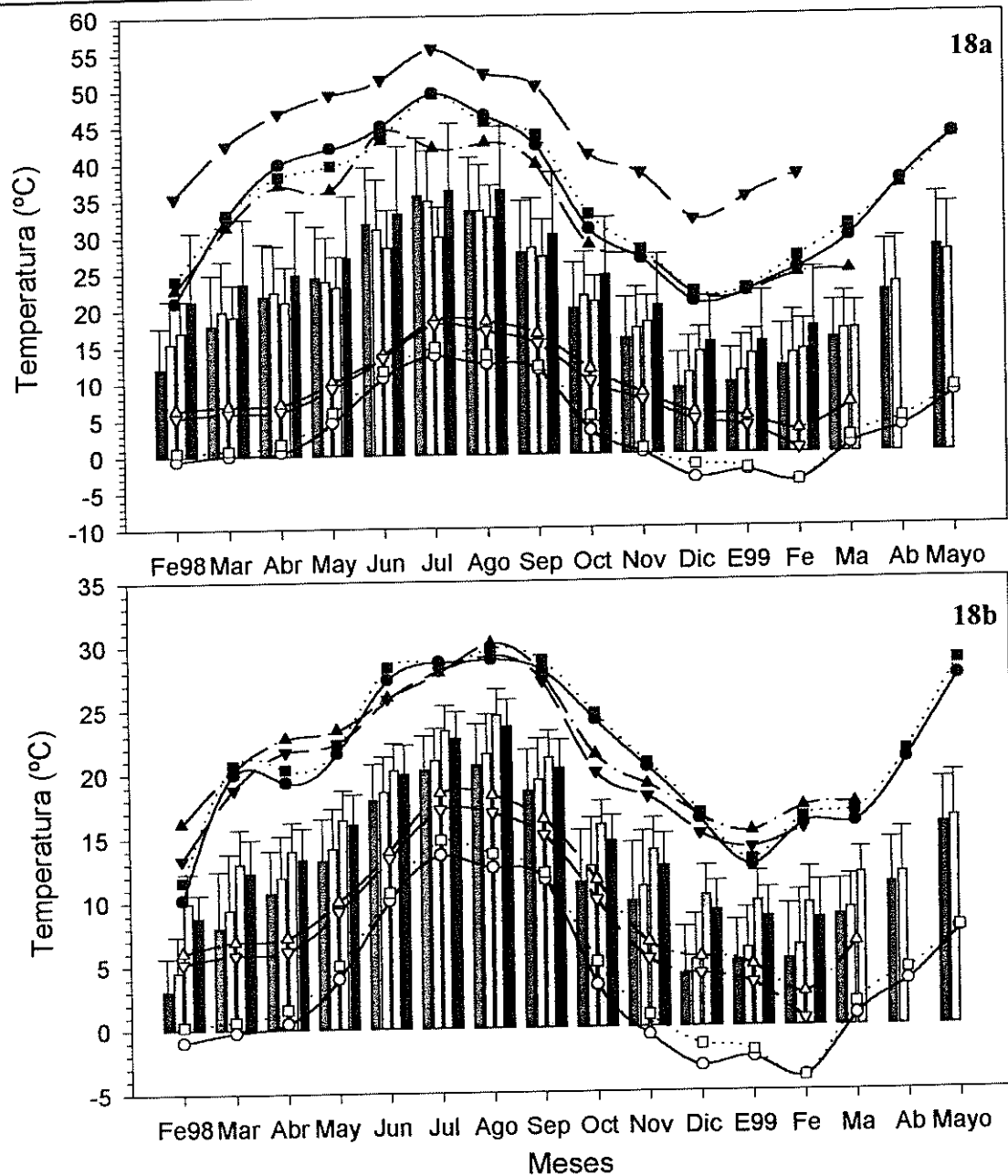
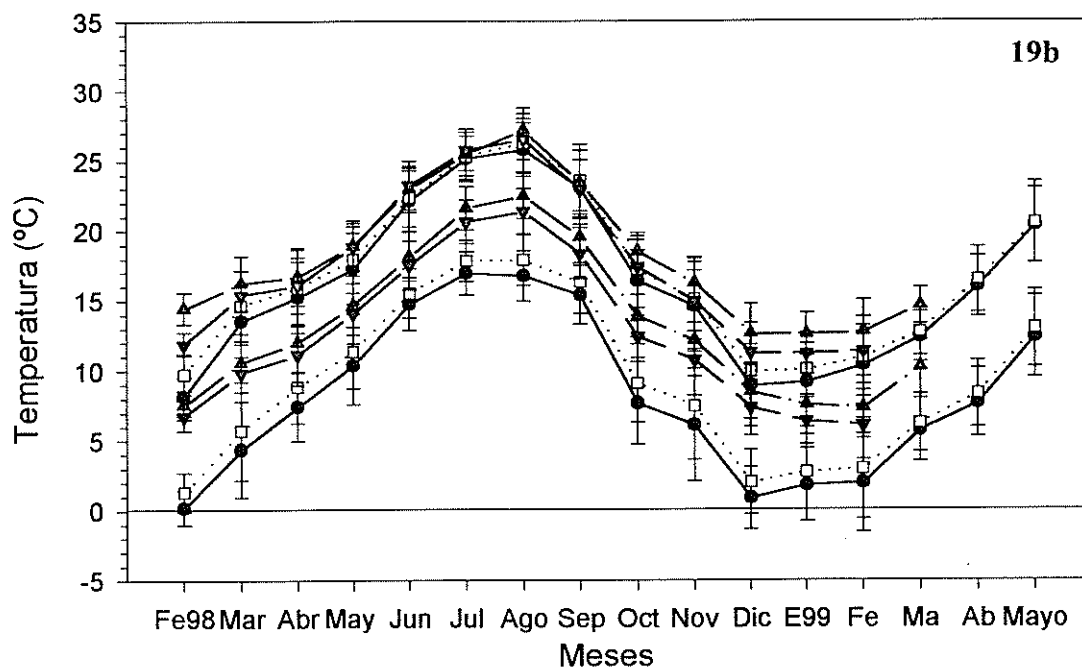
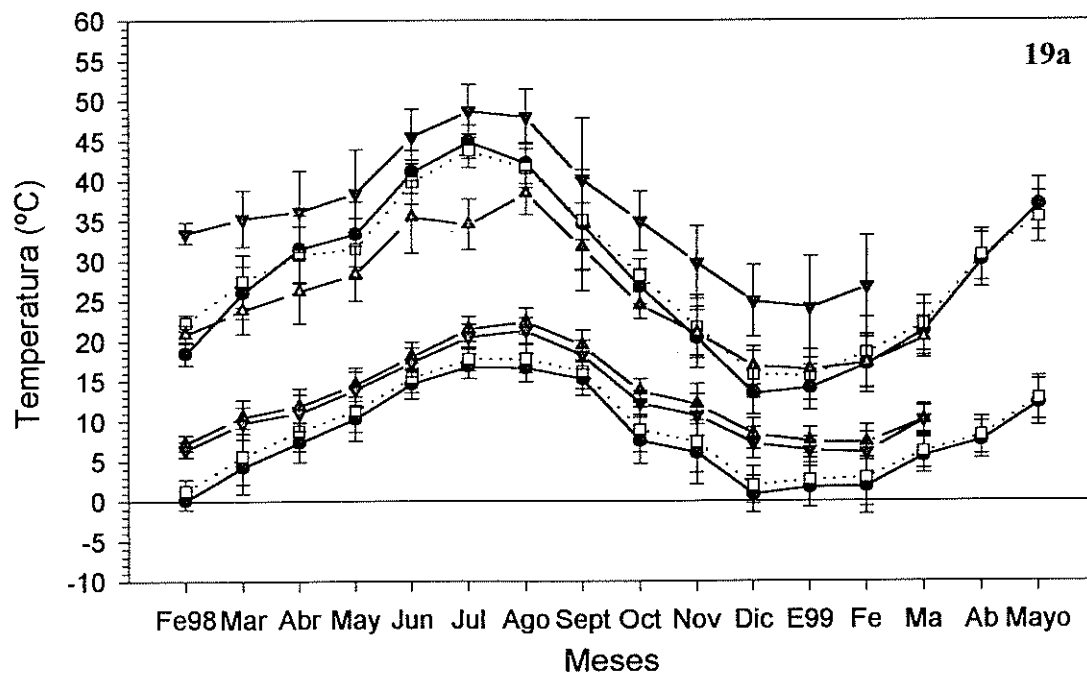


Figura 18. Variación mensual de la temperatura media, máxima absoluta y mínima absoluta diurna (a) y nocturna (b) registradas en *T. lacunosus* y *R. bourgeana*.

- T^a media mensual diurna / nocturna registrada en *T. lacunosus* vaguada
- T^a media mensual diurna / nocturna registrada en *T. lacunosus* ladera este
- ▨ T^a media mensual diurna / nocturna registrada en *R. bourgeana* noreste
- T^a media mensual diurna / nocturna registrada en *R. bourgeana* espolón
- T^a máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *T. lacunosus* vaguada
- T^a mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *T. lacunosus* vaguada
- T^a máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *T. lacunosus* ladera este
- T^a mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *T. lacunosus* ladera este
- ▲— T^a máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *R. bourgeana* noreste
- △— T^a mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *R. bourgeana* noreste
- ▼— T^a máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *R. bourgeana* espolón
- ▽— T^a mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en *R. bourgeana* espolón



Las T^a medias mensuales diurnas han sido más altas en el espolón que en el resto de las exposiciones en todos los meses estudiados. La temperatura media mensual diurna de *R. bourgeana* noreste en Marzo ya fue más baja que la de *T. lacunosus* este, aunque todavía más alta que la de *T. lacunosus* vaguada. En el periodo comprendido entre Abril y Septiembre ha mostrado menor T^a media mensual diurna que los talos de las dos exposiciones estudiadas en el desierto. En Octubre comenzó a subir de nuevo la T^a de *R. bourgeana* noreste siendo ya más alta que la registrada en *T. lacunosus* vaguada, y ya a partir de Noviembre ha presentado T^a medias diurnas más altas que las registradas en cualquiera de las dos exposiciones estudiadas en el desierto.

Las temperaturas medias mensuales nocturnas fueron más altas en los talos de la localidad de costa que en los del desierto durante todo el periodo de estudio. A su vez, *R. bourgeana* noreste ha presentado las T^a medias mensuales nocturnas más elevadas todos los meses registrados, seguida de *R. bourgeana* del espolón, de *T. lacunosus* este, y por último las medias mensuales nocturnas más bajas las ha registrado *T. lacunosus* de vaguada.

- El sensor colocado en el talo de *R. bourgeana* del espolón de la roca ha registrado temperaturas máximas absolutas más altas que los sensores de los otros talos en todos los meses estudiados. Esto se sigue observando cuando se estudia cada mes la temperatura media obtenida a partir de la máxima registrada cada día (figura 19a). La diferencia entre la T^a media de las máximas de *R. bourgeana* espolón y los talos de *T. lacunosus* disminuyen hacia la primavera y el verano (3-6 ° C de diferencia), y se incrementan hacia el otoño e invierno (8-10 ° C de diferencia).

Hay mucha más diferencia entre las temperaturas medias de las máximas de los talos de las dos exposiciones estudiadas en la costa ($10.07\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1.81$) que entre las medias de las máximas de los talos de las dos exposiciones estudiadas en el desierto ($1.40\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.81$).

En primavera y verano las temperaturas medias de las máximas nocturnas de *T. lacunosus* este aumentan igualándose a las de los talos de la costa. Esto se observa también en el talo de vaguada en los meses de verano. Además el talo de vaguada se iguala al del espolón aunque no tanto al talo noreste de la costa que en general parece más cálido en las noches de verano que el talo de vaguada del desierto. En los meses de otoño e invierno hay un claro ascenso de las temperaturas máximas nocturnas en el talo noreste de la costa con respecto a los talos de las otras tres exposiciones estudiadas. Es en los meses de Diciembre y Enero cuando más se nota un descenso de las máximas nocturnas de los talos del desierto con respecto a los de la costa.

La Tabla 2 muestra la diferencia de T^a existente cada mes entre la T^a media de las máximas nocturnas de *T. lacunosus* de ladera este y la de *T. lacunosus* de vaguada, así como la diferencia de T^a existente entre la media de las máximas nocturnas de *R. bourgeana* del espolón y *R. bourgeana* con exposición noreste. En general estas diferencias son un poco más altas entre los talos de *R. bourgeana* que entre los talos de *T. lacunosus*, aunque en los meses de primavera y verano estas diferencias disminuyen de forma acusada entre los talos de *R. bourgeana* con respecto a las diferencias que aparecen en el otoño e invierno, (en estos meses bajan mucho las máximas nocturnas del talo del espolón con respecto a las del talo noreste).

- Las temperaturas mínimas absolutas de los talos de las dos exposiciones estudiadas en la localidad del desierto han quedado por debajo de las temperaturas mínimas de los talos de las dos exposiciones de la localidad costera en todos los meses estudiados. Esto se sigue observando en el gráfico de las medias de las mínimas. La diferencia entre las mínimas de los talos de las dos exposiciones de cada localidad no ha sido muy elevada ($0.99^{\circ}\text{C} \pm 0.3$ en el desierto y $1.04^{\circ}\text{C} \pm 0.3$ en el Barranco del Sabinar si se consideran las medias de las mínimas y $0.96^{\circ}\text{C} \pm 0.27$ en el desierto y $1.17^{\circ}\text{C} \pm 0.30$ en el Barranco del Sabinar si se consideran las medias de las mínimas diurnas) (tabla 3). La diferencia entre la temperatura media de las mínimas de los talos de las dos localidades ha sido de $4.5^{\circ}\text{C} \pm 1.2$.

ESTUDIO DE LA HUMEDAD RELATIVA: VARIACIÓN MENSUAL DE LA
HUMEDAD RELATIVA MEDIA, MÁXIMA, MÍNIMA Y MEDIA DE LAS
MÁXIMAS Y DE LAS MÍNIMAS.

La figura 20 muestra el estudio de la variación mensual de la humedad relativa (HR) media, máxima absoluta y mínima absoluta en las dos localidades estudiadas. También se muestran en esta figura los valores medios mensuales obtenidos a partir de las HR máximas y mínimas registradas cada día del mes.

Las figuras 21 y 22 muestran los mismos parámetros indicados en la figura 20 pero considerando por separado los datos registrados durante el día (figura 21) y los datos registrados durante la noche (figura 22).

- Cuando se estudia la evolución mensual de la HR media obtenida a partir de los datos registrados en los alrededores de *T. lacunosus* de vaguada, se observa que en el mes de Julio se alcanzó la HR media mensual más baja de todo el periodo de estudio (44.9 %), mientras que en el mes de Diciembre se registró la HR media mensual más alta (96.1 %). Cabe destacar que en los meses de Abril, Junio, Julio y Agosto de 1998 así como en Mayo de 1999 la humedad relativa media mensual fue muy baja (entre un 45 % y un 50 % de HR). En cambio, en los meses de Diciembre y Enero estuvo alrededor del 95%.

La HR media mensual diurna también presentó su valor más bajo en Julio (31.2 % HR), y el más alto en Diciembre (93.2 % HR). En Abril, Junio, Julio, y Agosto de 1998 así como en Mayo de 1999, los valores registrados no superaron el 40 % de HR. En Diciembre y Enero estuvieron por encima del 90 %.

Cuando se consideran los datos nocturnos, Abril, Julio y Agosto presentaron los valores de HR media más bajos de todos los registrados durante las noches de 1998

(64.9 %, 65.9 % y 66.9 % respectivamente), aunque no los más bajos de todo el periodo de estudio ya que Mayo de 1999 presentó una HR media (64 %) más baja incluso que la de los meses de verano de 1998. En Diciembre registró el valor más alto (98 %). Diciembre y Enero han presentado HR media mensual superior al 95 %, y Febrero y Marzo de 1999 han presentado valores comprendidos entre el 90 y el 95% de HR.

La HR media mensual en la ladera este registró sus valores más bajos en los meses de Abril y Julio de 1998, (44.4 % / 45.3 % respectivamente considerando todos los datos, y 30.8 % / 30.5 % cuando se consideran sólo los datos diurnos), junto con Mayo de 1999 (44.4 % con todos los datos ó 31.5 % si sólo se consideran los diurnos). En Diciembre en que se registró el valor más alto (91.3 % con todos los datos y 84.7 % con los diurnos).

Cuando se consideran todos los datos, al igual que ocurría en la vaguada, los meses de Abril, Junio, Julio y Agosto de 1998 y Mayo de 1999 se caracterizaron por presentar HR medias muy bajas (entre 45-50 %). No se ha encontrado ningún mes con una HR superior al 95 %. Sólo Diciembre de 1998 y Enero de 1999 presentaron valores de HR media comprendidos entre un 85-90 %. Cuando se consideran sólo los datos diurnos, los meses de Abril, Junio, Julio y Agosto de 1998, así como Abril y Mayo de 1999 no han registrado valores de HR media diurna superiores al 35 %.

Cuando se consideran sólo los datos nocturnos, fue el mes de Abril de 1998 el que presentó la HR media mensual nocturna más baja de todo el periodo de estudio (61.74 %). Diciembre presentó el valor más alto (96 %). En la ladera sólo se han registrado HR medias nocturnas superiores al 90 % en Diciembre y Enero. Además, la HR media de estos meses no superó el 95 %.

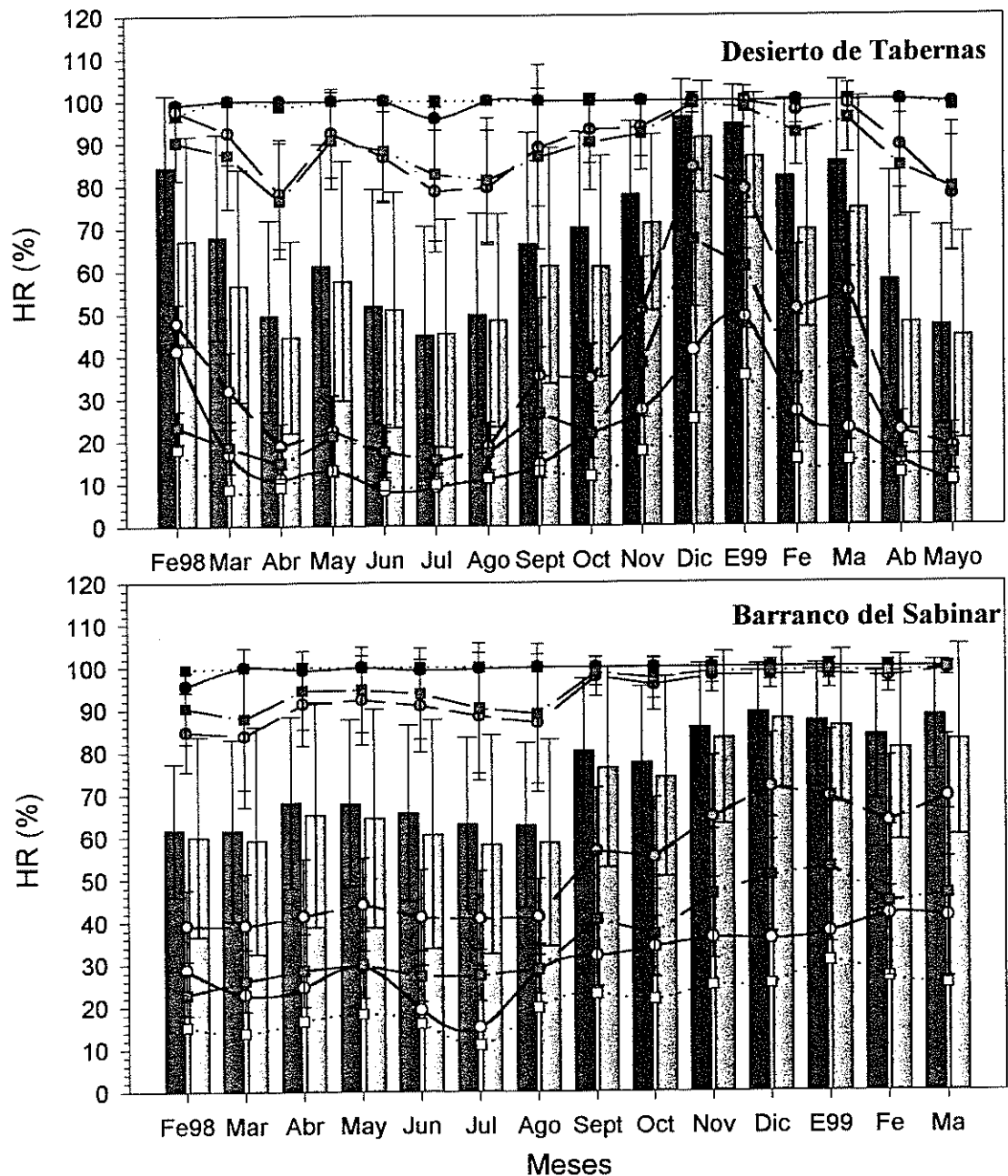


Figura 20. Variación mensual de la humedad relativa media, máxima absoluta, mínima absoluta y media de las máximas y mínimas.

- HR media registrada en vaguada / noreste
- HR media registrada en ladera este / espolón
- HR máxima mensual absoluta registrada en vaguada / noreste
- HR mínima mensual absoluta registrada en vaguada / noreste
- ...■... HR máxima mensual absoluta registrada en ladera este / espolón
- ...○... HR mínima mensual absoluta registrada en ladera este / espolón
- HR media mensual de las máximas y mínimas registradas en vaguada / noreste
- ... HR media mensual de las máximas y mínimas registradas en ladera este / espolón

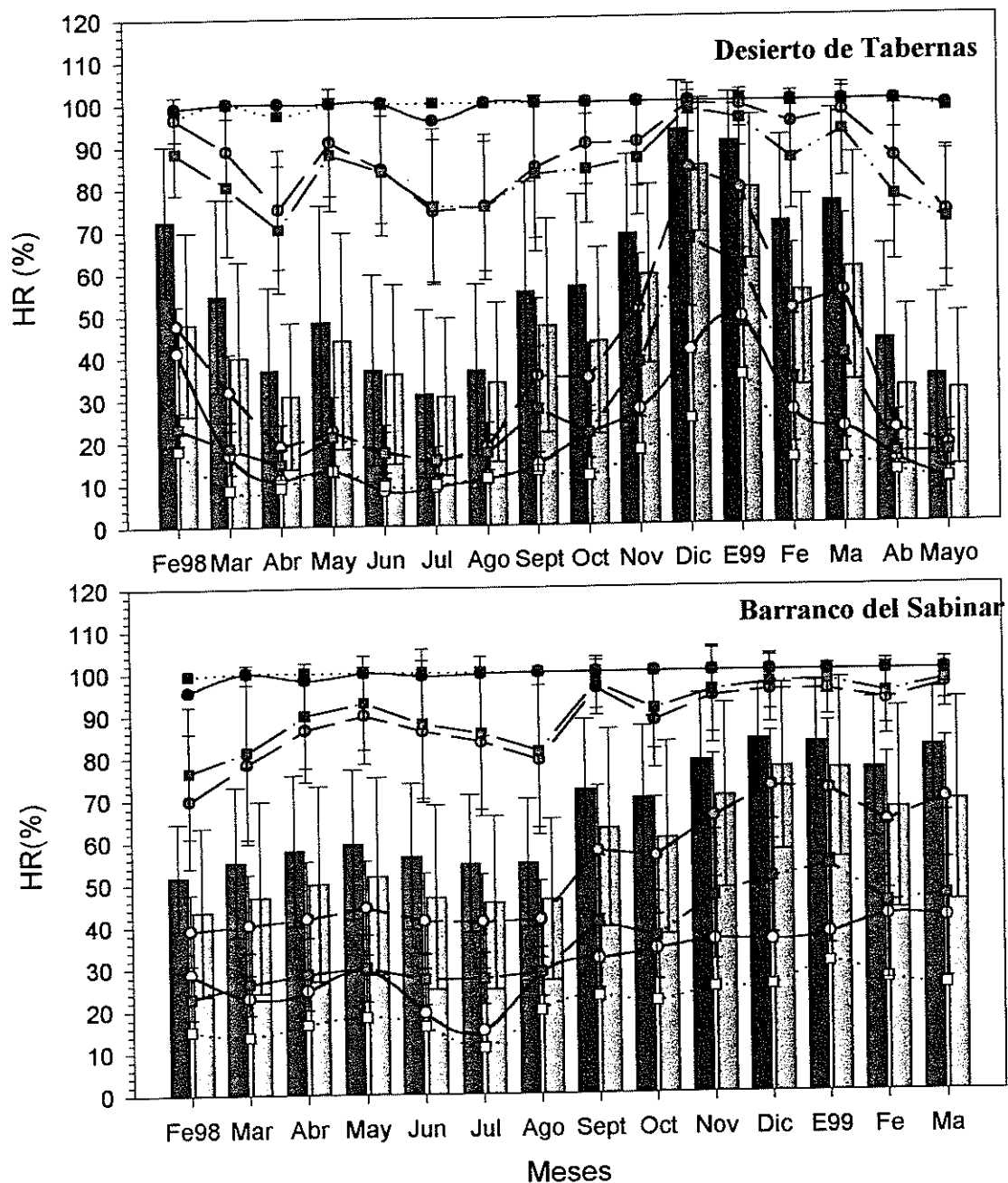


Figura 21. Variación mensual de la humedad relativa media, máxima absoluta, mínima absoluta y media de las máximas y mínimas diurnas.

- HR media diurna registrada en vaguada / noreste
- HR media diurna registrada en ladera este / espolón
- HR máxima mensual absoluta diurna registrada en vaguada / noreste
- HR mínima mensual absoluta diurna registrada en vaguada / noreste
- ...■... HR máxima mensual absoluta diurna registrada en ladera este / espolón
- ...□... HR mínima mensual absoluta diurna registrada en ladera este / espolón
- HR media mensual de las máximas y mínimas diurnas registradas en vaguada / noreste
- ... HR media mensual de las máximas y mínimas diurnas registradas en ladera este / espolón

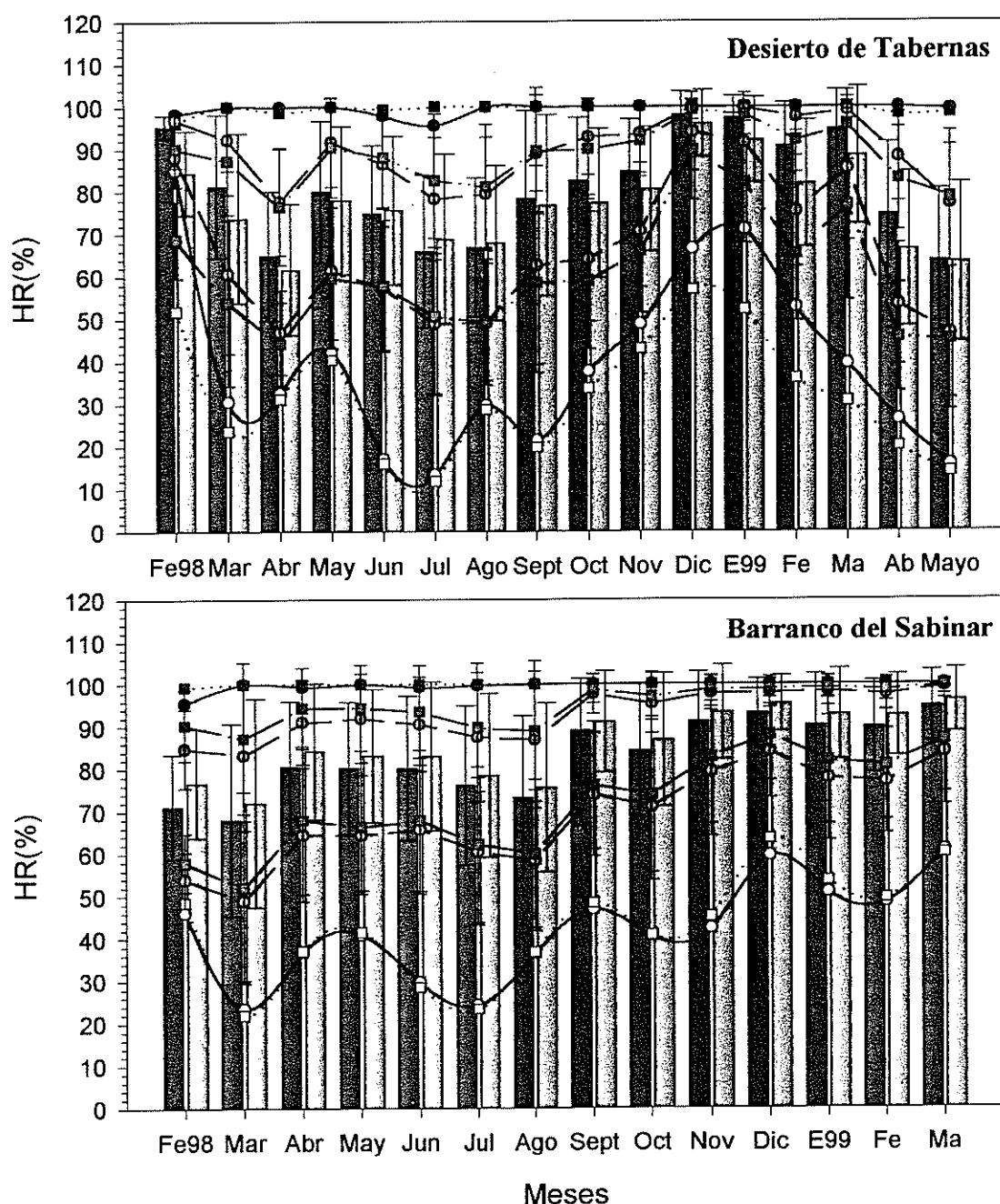


Figura 22. Variación mensual de la humedad relativa media, máxima absoluta, mínima absoluta y media de las máximas y mínimas nocturnas.

- HR media nocturna registrada en vaguada / noreste
- HR media nocturna registrada en ladera este / espolón
- HR máxima mensual absoluta nocturna registrada en vaguada / noreste
- HR mínima mensual absoluta nocturna registrada en vaguada / noreste
- ...■... HR máxima mensual absoluta nocturna registrada en ladera este / espolón
- ...□... HR mínima mensual absoluta nocturna registrada en ladera este / espolón
- HR media mensual de las máximas y mínimas nocturnas registradas en vaguada / noreste
- ... HR media mensual de las máximas y mínimas nocturnas registradas en ladera este / espolón

Marzo y Abril de 1999 presentaron valores de HR media superiores a los registrados en Marzo y Abril de 1998. En cambio Mayo de 1999 presentó un valor de HR media significativamente inferior al registrado en ese mismo mes el año anterior. Lo mismo ocurrió en el estudio de los datos diurnos y nocturnos.

El descenso observado en la HR media de Abril de 1998 con respecto a Mayo de 1998 en las dos exposiciones del desierto no se repitió en el año 1999.

La evolución de la HR media mensual de las dos exposiciones estudiadas en el Barranco del Sabinar, donde se encontraban los talos de *R. bourgeana* estudiados, parece dividirse en dos periodos. El primero entre Febrero de 1998 y Agosto de 1998 durante el cual se observan HR medias bastante bajas, y el segundo desde Septiembre de 1998 hasta Marzo de 1999 durante el cual se observan HR más altas.

En ambas exposiciones se observa que en los meses de primavera, la HR fue en general bastante baja (entre un 60 % y un 68 % en exposición noreste, y entre un 60-65 % en el espolón), sin diferencia significativa entre los meses de Abril y Mayo de 1998 y ligeramente más baja en el mes de Junio. Los meses de Julio y Agosto registraron las HR medias mensuales más bajas de todo el periodo de estudio (63.1 % / 62.8 % en exposición noreste y 58.3 % / 58.6 % en el espolón). Entre Agosto y Septiembre se experimentó un importante ascenso de la HR media mensual (aproximadamente un 20 %), y durante los meses de otoño la HR media mensual fue aumentando, (experimentando un pequeño descenso en Octubre), hasta Diciembre en que se registró el valor más alto de todo el periodo de estudio (89.2 % y 87.8 % en exposición noreste y espolón respectivamente). Durante los meses de invierno la HR media mensual fue más alta que en el otoño pero fue descendiendo ligeramente a medida que avanzaba el invierno.

En exposición noreste la HR media mensual ha presentado valores comprendidos entre el 85 % y el 90% en los meses de Noviembre, Diciembre, Enero,

Febrero y Marzo de 1999, pero no se han registrado valores superiores al 90 %. Por otro lado los valores más bajos nunca han sido inferiores al 60 %. En el espolón de la roca solamente en Diciembre y Enero se registró HR media mensual cercana al 85 %. Pero tampoco han estado nunca por debajo del 58 %.

Si se consideran los datos diurnos, de nuevo los meses de primavera han presentado valores de HR media mensual bastante bajos y parecidos entre sí (55-59 % en exposición noreste y 45-50 % en el espolón). En Julio y Agosto se han vuelto a registrar las HR medias diurnas más bajas de todo el periodo de estudio (54.6 % / 54.7 % en exposición noreste y 45.4 % / 46.1 % en el espolón), junto con Marzo y Junio que no han presentado diferencia significativa con Julio y Agosto (55.2 % / 56.4 % en exposición noreste y 46.9 % / 46.7 % en el espolón). También aquí entre Agosto y Septiembre se ha producido una subida muy llamativa de la HR media mensual, (casi un 20 %), y ha medida que transcurría el otoño ha ido aumentando la HR media mensual hasta Diciembre y Enero que han registrado los valores más altos (83.5 % / 82.8 % en la cara noreste y 77 % / 76.6 % en el espolón). En exposición noreste no se ha encontrado ningún mes con HR media mensual diurna superior al 85 %, ni superior al 75 % en el espolón.

Las HR medias mensuales nocturnas han evolucionado de forma muy similar a la ya expuesta en los dos párrafos anteriores. Agosto presentó el valor más bajo de todo el periodo de estudio (73.3 % en exposición noreste y 75.6 % en el espolón), y Diciembre el más alto (93.2 % y 95.4 % en noreste y espolón respectivamente). Noviembre, Diciembre, Enero y Marzo de 1999 presentaron valores de HR media mensual comprendidos entre el 90 % y el 95 % de HR.

En las dos exposiciones estudiadas, y tanto cuando se consideran todos los datos como cuando se consideran sólo los diurnos o sólo los nocturnos, Febrero y Marzo de 1999 han presentado valores de HR media muy superiores a los registrados en los mismo meses del año anterior - si bien en Febrero de 1998 se comenzó la toma de datos

el día 23 -. Esto podría indicar que la primavera de 1998 presentó HR medias muy bajas en relación a las que se habrían obtenido si se hubiera completado la primavera de 1999. Y por eso en vez de observarse una evolución más parecida a la que se observa en el desierto, parece que hay dos partes muy diferenciadas.

- Cuando se compara la HR media mensual de las dos exposiciones estudiadas en el desierto, se observa que la vaguada ha presentado valores de HR media mensual más altos que la ladera este durante todo el periodo de estudio, excepto en los meses de Junio, Julio y Agosto, en los que no ha habido diferencia significativa entre las dos exposiciones. Las HR medias mensuales diurnas también han sido más altas en la vaguada excepto en Junio y Julio que no presentaron diferencia significativa con las registradas en la ladera este. Las HR medias mensuales nocturnas han sido más elevadas en la vaguada excepto en Junio, Agosto, Septiembre y Mayo de 1999 en que no hubo diferencia entre los valores de las dos exposiciones.

Cuando se compara la HR media mensual de las dos exposiciones estudiadas en el Barranco del Sabinar se observa que la cara noreste de la roca ha presentado valores mayores que el espolón durante todo el periodo de estudio. Cuando se consideran sólo los datos diurnos se obtienen los mismos resultados. En cambio, las HR medias mensuales nocturnas del espolón han sido más altas que las registradas en la cara noreste durante todo el periodo de estudio.

- La tabla 5 muestra las diferencias existentes entre las HR medias mensuales de las dos exposiciones del desierto y de las dos de la costa. Muestra también las mismas diferencias cuando se consideran por separado los datos diurnos y los datos nocturnos.

Las diferencias entre las humedades relativas medias mensuales de las dos exposiciones del desierto disminuyeron hacia la mitad de la primavera y el verano para volver a aumentar en el otoño e invierno. Los datos diurnos han presentado unos resultados muy parecidos.

Las diferencias entre las humedades relativas medias mensuales de las dos exposiciones estudiadas en la costa (Barranco del Sabinar), parecen aumentar hacia la primavera y el verano, (posiblemente causado por un descenso en la HR diurna del espolón), para disminuir después en otoño e invierno.

Las diferencias entre las humedades relativas medias mensuales diurnas y entre las humedades relativas medias mensuales nocturnas de las dos exposiciones han sido muy homogéneas durante todo el periodo de estudio.

Excepto en verano, las diferencias entre las humedades relativas medias han sido más altas entre las dos exposiciones del desierto que entre las dos exposiciones de la costa.

- La tabla 5 muestra también las diferencias existentes entre la HR media mensual diurna y la HR media mensual nocturna de cada una de las cuatro exposiciones estudiadas. En todos los casos, estas diferencias han sido más acusadas hacia la primavera y el verano y han descendido en el otoño e invierno. Ha sido muy llamativa la pequeña diferencia encontrada entre la HR media mensual nocturna y diurna en la vaguada del desierto en los meses de Diciembre y Enero (un 5 % y un 7 % de diferencia respectivamente). En la ladera este del desierto las diferencias de HR entre la noche y el día han sido más altas que en la vaguada. Las diferencias más pequeñas se han encontrado en la cara noreste de la roca de la costa.

TABLA 5: Diferencias existentes entre (se ha restado siempre el valor más alto menos el más bajo):

1. Las humedades relativas (HR) medias mensuales de las dos exposiciones del desierto (vaguada y ladera este).
2. Las HR medias mensuales de las dos exposiciones del Barranco del Sabinar (noreste y espolón).
3. Las HR medias mensuales diurnas de las dos exposiciones del desierto.
4. Las HR medias mensuales diurnas de las dos exposiciones del Barranco del Sabinar.
5. Las HR medias mensuales nocturnas de las dos exposiciones del desierto.
6. Las HR medias mensuales nocturnas de las dos exposiciones del Barranco del Sabinar.
7. Las HR medias mensuales diurnas y nocturnas de la vaguada del desierto.
8. Las HR medias mensuales diurnas y nocturnas de la ladera este del desierto.
9. Las HR medias mensuales diurnas y nocturnas de la exposición noreste de la roca del Barranco del Sabinar.
10. Las HR medias mensuales diurnas y nocturnas del espolón del Barranco del Sabinar.

Meses	1.	2.	3.	4.	5	6.	7.	8.	9.	10.
Febrero 1998	17.33	1.52	24.31	8.21	10.90	5.52	22.96	36.38	19.38	33.10
Marzo 1998	11.34	2.34	14.64	8.32	7.55	3.93	26.65	33.73	12.82	25.08
Abril 1998	5.07	2.85	6.25	7.89	3.19	3.62	27.84	30.90	22.66	34.16
Mayo 1998	3.63	3.51	4.40	7.60	2.07	2.86	31.76	34.09	20.85	31.32
Junio 1998	0.80	4.99	1.02	9.71	0.71	2.89	37.99	39.72	23.78	36.38
Julio 1998	0.45	4.81	0.66	9.25	2.85	2.32	34.74	38.25	21.55	33.12
Agosto 1998	1.35	4.13	2.90	8.64	1.07	2.31	30.08	34.04	18.61	29.56
Septiembre 1998	5.13	3.96	8.06	9.24	1.68	2.10	23.21	29.59	16.89	28.23
Octubre 1998	9.05	3.36	13.01	9.59	5.25	2.55	25.93	33.68	14.34	26.47
Noviembre 1998	6.64	2.56	9.67	8.43	4.19	2.20	15.98	21.46	12.50	23.13
Diciembre 1998	4.77	1.47	8.50	6.55	2.09	2.23	4.85	11.26	9.66	18.45
Enero 1999	7.66	1.26	10.94	6.23	5.23	2.60	6.91	12.61	7.48	16.31
Febrero 1999	12.44	3.15	16.34	9.55	8.82	2.72	19.21	26.73	13.30	25.57
Marzo 1999	11.06	5.82	15.61	12.87	6.26	1.40	18.58	27.93	13.06	27.33
Abril 1999	10.09		11.19		8.19		31.18	34.18		
Mayo 1999	2.57		3.47		0.42		29.00	32.04		
Media y σ_{n-1}	6.84 ± 4.77	3.27 ± 1.39	9.44 ± 6.41	8.72 ± 1.61	4.41 ± 3.2	2.80 ± 1.0	24.18 ± 9.26	29.79 ± 8.28	16.21 ± 5.05	27.73 ± 5.83

- La evolución de las HR medias de las máximas registradas en la vaguada del desierto ha sido muy parecida a la evolución de las HR medias mensuales. En los meses de Julio y Agosto se registraron los valores más bajos (78.7 % y 79.6 % de HR). Fue muy llamativo el descenso de la media de las HR máximas que tuvo lugar en Abril, (igual que se había observado ya en la HR media mensual), quedando al mismo nivel que los valores registrados en Julio y Agosto. En Diciembre, Enero de 1999 y Marzo de 1999 aparecieron los valores más altos (99.9 %, 99.8 %, y 99.1 %). En el periodo comprendido entre Diciembre de 1998 y Marzo de 1999, la HR media de las máximas estuvo cerca del 100 %. Los meses de Marzo, Mayo, Octubre y Noviembre de 1998 se registraron valores comprendidos entre un 90 % y un 95 % de HR.

Cuando se consideran los datos diurnos, la evolución ha sido similar pero siendo los valores de HR media de las máximas más bajos que cuando se consideran todos los datos registrados. De nuevo las medias de las máximas más bajas han aparecido en Abril, Julio y Agosto (75.04 %, 74.47 %, y 75.55 % de HR), y los valores más altos en los meses de Diciembre de 1998, Enero y Marzo de 1999 (99.4 %, 98.95 % y 97.46 % respectivamente). Además éstos fueron los únicos meses con HR media de las máximas cercana al 100 %. En Mayo, Octubre y Noviembre de 1998, la HR media de las máximas fue del 90 %, y en Febrero de 1999 del 94.80 %.

La HR media mensual de las máximas que se obtiene cuando se consideran sólo los datos nocturnos coincide prácticamente con la registrada cuando se consideran todos los datos. Por tanto su comentario no aporta nuevos resultados y se va a omitir a lo largo de la exposición de resultados.

La HR media mensual de las máximas registrada en la ladera este del desierto ha registrado sus valores más bajos de todo el periodo de estudio en Abril de 1998 y Mayo de 1999 (76.5 % y 79.2 % respectivamente). En Diciembre y Enero de 1999 aparecieron los valores más altos (99.3 % y 98.3 %). Además fueron los dos únicos meses en los que la HR media de las máximas estuvo cerca del 100 %. Fue llamativo el descenso que

experimentó la HR media mensual de Febrero de 1999 con respecto a Marzo del mismo año, y también la importante caída de las máximas entre Abril y Mayo de 1999. En los meses de Mayo, Octubre, Noviembre de 1998, así como en Febrero y Marzo de 1999 se registraron valores comprendidos entre el 90-95 % de HR.

Cuando se consideran sólo los datos diurnos, dada la alta dispersión de las medidas, no se ha encontrado diferencia significativa entre los valores registrados en el periodo comprendido entre Marzo y Noviembre de 1998, con excepción de los meses de Abril, Julio y Agosto en que se han registrado los valores más bajos, junto con Abril y Mayo de 1999 (70.4 %, 75.6 %, 75.4 %, 77.5 % y 72.0 % respectivamente). Entre Noviembre y Diciembre se observa un importante ascenso de la HR, siendo Diciembre el mes que ha registrado el valor más alto de todo el periodo de estudio (98.2 %). Además Diciembre fue el único mes con una HR media de las máximas cercano al 100 %. Marzo y Enero de 1999 presentaron valores comprendidos entre el 90-95 %.

En las dos exposiciones estudiadas en el desierto, tanto cuando se consideran todos los datos registrados como cuando se consideran sólo los diurnos, Marzo y Abril de 1999 han presentado valores más altos de HR media de las máximas que Marzo y Abril de 1998. Sin embargo Mayo de 1998 presentó un valor mayor que Mayo de 1999. Es decir, al igual que entre la HR media de las máximas de Marzo y Mayo de 1998 no hubo diferencia significativa, entre Marzo y Mayo de 1999 hay un llamativo descenso de la HR (de un 15-20 %).

Las HR medias mensuales de las máximas registradas en la cara noreste de la roca estudiada en el Barranco del Sabinar se caracterizaron porque no presentaron diferencia significativa en el periodo comprendido entre los meses de Abril y Agosto de 1998. Marzo de 1998 presentó el valor más bajo registrado durante todo el periodo de estudio junto con Junio, Julio y Agosto (83.9 %, 90.9 %, 88.4 % y 86.9 % respectivamente). Entre Agosto y Septiembre de nuevo se observó un importante ascenso de la HR media de las máximas, y entre los meses de Septiembre, Noviembre,

Diciembre, Enero de 1999 y Febrero de 1999 no hubo diferencia significativa. Octubre registró un valor más bajo que todos los meses anteriormente mencionados y significativamente distinto de Diciembre, Enero, y Marzo de 1999. Los valores más altos de todo el periodo de estudio aparecieron en los meses de Septiembre, Noviembre, Diciembre, Enero y Marzo de 1999 (97.9 %, 97.9 %, 98.2 %, 98.4 % y 99.4 %). En el periodo comprendido entre Septiembre de 1998 y Marzo de 1999 los valores de HR media de las máximas estuvieron entre el 95 % y el 100%. Los meses de Abril, Mayo y Junio de 1998 estuvieron alrededor del 90 %.

Cuando se consideran los datos diurnos, se observa que en el periodo comprendido entre los meses de Abril y Julio de 1998 no se encontró diferencia significativa entre los valores de HR media de las máximas. Marzo y Agosto presentaron los valores más bajos de todo el periodo de estudio (78.4 % y 79.1 %) que a su vez no se diferenciaron de los de Abril, Junio y Julio (86.4 %, 86.0 % y 83.5 %). Entre Agosto y Septiembre tuvo lugar un llamativo ascenso de la HR media de las máximas, y en el periodo comprendido entre los meses de Septiembre de 1998 y Marzo de 1999, con excepción de Octubre, se encontraron valores de HR media de las máximas de un 93-96 % (sin diferencia significativa entre ellos).

Las HR medias mensuales de las máximas en el espolón de la roca estudiada en la localidad del Barranco del Sabinar, no presentaron diferencia significativa entre ellas durante el periodo comprendido entre los meses de Febrero y Agosto de 1998, siendo además el periodo en el que se registraron los valores más bajos. Entre Agosto y Septiembre se vuelve a observar un ascenso de las HR medias de las máximas, y desde Septiembre de 1998 hasta Marzo de 1999 en que terminó la toma de datos no hubo diferencia significativa entre los valores registrados, con excepción de Octubre y Marzo de 1999. El ligero descenso que se observa en Octubre ha sido suficiente como para alcanzar un valor significativamente más bajo que el registrado en Marzo de 1999. Además, ha sido a partir de Septiembre cuando se han registrado los valores más altos de todo el periodo. Todos los meses estudiados excepto Marzo y Agosto de 1998 han

presentado valores de HR media de las máximas superiores al 90 % de HR, y más concretamente, desde Septiembre de 1998 hasta Marzo de 1999 los valores estuvieron muy cerca del 100 % de HR.

Cuando se consideran los datos diurnos, los resultados obtenidos han sido muy parecidos a los mencionados cuando se consideran todos los datos. Las HR medias mensuales de las máximas de los meses de Abril, Mayo, Junio y Julio de 1998 no presentaron diferencia significativa entre sí. Los meses de Marzo y Agosto de 1998 presentaron valores más bajos (81.2 %), y a su vez los más bajos de todo el periodo de estudio, que no se diferenciaron de los de Junio y Julio (87.8 % y 85.5 %) pero sí de los registrados en Abril y Mayo. Entre Agosto y Septiembre se observó el mismo ascenso que en la cara noreste de la roca, y desde Septiembre hasta Marzo de 1999 no hubo diferencia significativa entre los valores obtenidos, con excepción de Octubre de 1998. Este mes mostró un descenso de la HR media de las máximas de forma que quedó por debajo de la registrada entre los meses de Septiembre de 1998 y Marzo de 1999, con excepción de Noviembre y Febrero de 1999 que no mostraron diferencia significativa con Octubre. Fue a partir de Septiembre de 1998 y hasta Marzo de 1999 cuando se registraron los valores más altos de todo el periodo de estudio. Estos valores fueron cercanos al 100 % en todos los meses del periodo indicado, excepto en Octubre, Noviembre y Febrero de 1999 que fueron de 91.0 %, 95.3 % y 94.6 % respectivamente. Mayo de 1998 presentó un valor de un 92 %.

En las dos exposiciones estudiadas en la costa, Marzo de 1999 ha presentado un valor de HR media de las máximas significativamente más alto que el registrado en Marzo de 1998.

- La HR media de las máximas en la localidad del desierto parece haber sido más alta en la vaguada que en la ladera excepto en los meses de Junio, Julio y Agosto en los que la ladera registró valores más altos. Pero dado que las diferencias entre las HR medias mensuales de las máximas de las dos exposiciones del desierto no han sido muy

elevadas (tabla 6), sólo se puede considerar que la vaguada ha presentado un valor significativamente mayor en los meses de Febrero y Marzo de 1999. Cuando se consideran los datos diurnos, se vuelve a observar mayor HR media mensual de las máximas en la vaguada, excepto en Julio que es un poco mayor la ladera este, y en Junio y Agosto en que ambas han presentado valores muy similares. Sin embargo, en este caso las diferencias entre exposiciones (tabla 6) han permitido establecer diferencia significativa, (siendo mayor el talo de vaguada), en los meses de Marzo y Octubre de 1998, así como en Enero, Febrero, Marzo y Abril de 1999.

Cuando se comparan las HR medias mensuales de las máximas de las dos exposiciones estudiadas en el Barranco del Sabinar, se observa tanto cuando se consideran todos los datos, como cuando se consideran sólo los diurnos, que el espolón ha presentado HR medias de las máximas más altas todos los meses estudiados. Pero las diferencias entre las dos exposiciones, (tabla 6), no han sido lo suficientemente importantes como para poder considerar diferencia significativa en ninguno de los meses considerados durante el periodo de estudio.

La tabla 6 muestra las diferencias existentes entre las HR medias mensuales de las máximas de las dos exposiciones estudiadas en cada localidad. En la misma tabla se muestran las mismas diferencias cuando se consideran sólo los datos diurnos. En ninguna de las dos localidades estudiadas parece observarse una tendencia a disminuir o aumentar las diferencias según la época del año, es decir, el valor de esas diferencias se muestra muy aleatorio. Lo que sí se observa es que esas diferencias son, sobre todo durante el día, mayores en general entre las dos exposiciones del desierto que entre las dos de la costa.

TABLA 6: Diferencias existentes entre (se ha restado siempre el valor más alto menos el más bajo):

1. La HR media de las máximas de la vaguada y la HR media de las máximas de la ladera este del desierto.
2. La HR media de las máximas de la cara noreste y la HR media de las máximas del espolón de la roca del Barranco del Sabinar.
3. La HR máxima mensual diurna y la media mensual de las máximas diurnas registradas en la vaguada del desierto.
4. La HR máxima mensual diurna y la media mensual de las máximas diurnas registradas en la ladera este del desierto.
5. La HR máxima mensual diurna y la media mensual de las máximas diurnas registradas en la exposición noreste de la roca del Barranco del Sabinar.
6. La HR máxima mensual diurna y la media mensual de las máximas diurnas registradas en el espolón de la roca del Barranco del Sabinar.
7. La HR media de las máximas diurnas de la vaguada y la HR media de las máximas diurnas de la ladera este del desierto.
8. La HR media de las máximas diurnas de la exposición noreste y la HR media de las máximas diurnas del espolón de la roca del Barranco del Sabinar.

Meses	1.	2.	3.	4.	5	6.	7.	8.
Febrero 1998	7.40	5.65	2.59	8.21	25.73	22.95	8.03	6.68
Marzo 1998	5.20	4.09	11.04	19.52	21.55	18.72	8.48	2.82
Abril 1998	1.52	3.27	24.96	26.80	11.85	10.21	4.64	3.35
Mayo 1998	1.66	2.48	9.21	12.04	10.16	7.22	2.84	2.95
Junio 1998	1.50	2.88	15.60	16.24	13.17	12.19	0.64	1.78
Julio 1998	4.00	1.90	21.33	24.44	16.21	14.51	1.08	2.00
Agosto 1998	1.73	2.18	24.45	24.62	20.90	18.75	0.17	2.15
Septiembre 1998	2.22	1.03	15.31	16.84	3.90	2.69	1.53	1.21
Octubre 1998	3.04	1.55	9.80	15.77	11.82	8.96	5.97	2.85
Noviembre 1998	1.58	0.98	9.61	13.46	6.11	4.65	3.86	1.46
Diciembre 1998	0.62	0.80	0.60	1.81	4.64	2.87	1.22	1.77
Enero 1999	1.52	0.87	1.05	4.20	4.79	2.37	3.14	2.42
Febrero 1999	5.24	1.18	5.20	13.63	7.16	5.38	8.43	1.78
Marzo 1999	3.51	0.33	2.54	7.05	3.53	2.52	4.52	1.01
Abril 1999	4.89		13.50	22.48			8.98	
Mayo 1999	1.55		25.28	26.19			1.61	
Media y σ_{n-1}	2.95 ± 1.91	2.09 ± 1.48	12.00 ± 8.59	15.83 ± 7.87	11.54 ± 7.23	9.57 ± 6.91	4.07 ± 3.07	2.45 ± 1.40

- Cuando se consideran los valores medios de HR obtenidos a partir de las mínimas registradas durante el mes en la vaguada del desierto, se observa que los valores más bajos aparecieron en Junio y Julio (17.6 % y 15.1 % respectivamente), mientras que en Diciembre se registró el valor más alto (84.3 %). Marzo y Abril de 1998 presentaron valores más bajos que los de los mismos meses del año siguiente, mientras que Mayo de 1999 registró un valor menor que el de Mayo de 1998.

En la ladera este del desierto, en los meses de Abril y Julio de 1998 se registraron los valores más bajos de HR media de las mínimas (14.7 % y 15.5 %), y en Diciembre el valor más alto de todo el periodo de estudio (67.3 %). Marzo y Abril de 1998 presentaron menor HR media de las mínimas que Marzo y Abril de 1999. La HR media de las mínimas de Mayo de 1998 fue mayor que la de Mayo de 1999.

Las mínimas registradas cuando se consideran sólo los datos diurnos coinciden con las mínimas cuando se consideran todos los datos (párrafo anterior). Por lo que no se va a comentar nada acerca de ellas.

Las dos exposiciones estudiadas en el desierto registraron los valores más bajos de HR media de las mínimas nocturnas en los meses de Abril, Julio y Agosto (47 %, 49 % y 49.3 % en la vaguada y 44.3 %, 50.6 % y 49.3 % en la ladera). Los valores registrados en los meses restantes del periodo comprendido entre Marzo y Octubre de 1998 no presentaron diferencia significativa entre sí. Los valores más altos se alcanzaron en los meses de Diciembre, Enero, y Marzo de 1999 en la vaguada, y en Diciembre en la ladera. En la vaguada, Marzo y Abril de 1998 volvieron a registrar valores más bajos de los registrados los mismos meses del año siguiente, mientras que Mayo de 1998 tuvo un valor mayor que Mayo de 1999. En la ladera, Marzo de 1998 registró un valor menor que Marzo de 1999. Entre Abril de 1998 y de 1999 no hubo diferencia significativa, y en Mayo fue mayor el valor de 1998 que el de 1999.

El descenso de HR que se vio en Abril de 1998 con respecto a Mayo de 1998

(tanto en las media, como en las máximas y las mínimas), no se repitió en el año 1999.

Las HR medias de las mínimas registradas tanto en la cara noreste como en el espolón no presentaron diferencia significativa entre los valores registrados durante el periodo comprendido entre Febrero y Agosto de 1998 siendo además los más bajos del periodo de estudio, (entre un 39.1 % y un 41.4 % de HR en la cara noreste, y entre un 26.1 % y un 29.9 % en el espolón). En la cara noreste fue en los meses de Diciembre y Enero de 1998, junto con Mayo de 1999 cuando se registraron los valores más altos (71.6 %, 69.4 %, 69.3 % respectivamente). En el espolón, en el periodo comprendido entre Noviembre de 1998 y Marzo de 1999, parece que hubo un ascenso de las HR medias de las mínimas hasta Diciembre y Enero en que aparecieron las más altas para luego ya descender en los meses posteriores. Pero debido a las altas desviaciones encontradas, no se puede considerar que haya diferencia significativa en todos estos últimos meses registrados en el espolón, siendo además la época en que se han registrado los valores más altos (46.4 %-52.8 %).

Tanto en el espolón como en la exposición noreste, las HR medias de las mínimas nocturnas no presentaron diferencia significativa entre los valores registrados en los meses de Abril, Mayo, Junio, Julio y Agosto. Marzo presentó el valor más bajo de todo el periodo de estudio (49 % en la cara noreste y 52 % en el espolón). Además, en el espolón, Marzo no presentó diferencia significativa con los valores de Julio y Agosto (62.2 % y 60 %). En el periodo comprendido entre Noviembre de 1998 y Marzo de 1999, tampoco hubo diferencia significativa entre los valores registrados siendo además los más altos de todo el periodo de estudio, (entre un 77 % y un 84 % en la cara noreste y entre un 81 % y un 88 % en el espolón). Además, los valores registrados en la cara noreste en Noviembre de 1998, Enero y Febrero de 1999 no se diferenciaron de los registrados en Septiembre y Octubre.

En ambas exposiciones de la roca, tanto cuando se estudian las mínimas absolutas, como las medias de las mínimas, así como cuando se consideran todos los

valores o sólo los nocturnos, Marzo de 1998 registró un valor mucho más bajo que Marzo de 1999.

- La HR media de las mínimas fue significativamente más alta en la vaguada que en la ladera todos los meses estudiados, excepto en Mayo, Junio, Julio, Agosto de 1998 y en Mayo de 1999 que no hubo diferencia significativa entre las dos exposiciones. Si se consideran sólo los datos nocturnos la vaguada registró valores significativamente más altos sólo en los meses de Enero, Febrero y Abril de 1999. El resto de los meses las diferencias entre los valores de las dos exposiciones fueron tan pequeñas (tabla 7), que no se pueden considerar significativas.

En la localidad de la costa la exposición noreste presentó HR medias de las mínimas más altas que las del espolón todos los meses estudiados. En cambio cuando se estudian las mínimas nocturnas, aunque aparentemente el espolón registró valores más altos, las diferencias entre las dos exposiciones son tan pequeñas, (tabla 7), que no se puede considerar diferencia significativa ningún mes.

- La tabla 7 muestra las diferencias existentes entre las humedades relativas medias de las mínimas de las dos exposiciones estudiadas en cada localidad. Se muestran también las mismas diferencias cuando se consideran los datos nocturnos. Cuando se estudian todos los datos registrados, (que coinciden con los diurnos), se ve que la diferencia entre las HR medias de las mínimas es bastante mayor entre las dos exposiciones de la roca estudiada en la costa que entre las dos exposiciones estudiadas en el desierto. Además, en el desierto ha sido muy característico el descenso de estas diferencias en los meses de primavera y verano. En cambio cuando se consideran los datos nocturnos estas diferencias han sido más pequeñas entre las dos exposiciones estudiadas en la costa que entre las dos exposiciones estudiadas en el desierto. En el desierto se ha seguido observando el descenso de estas diferencias en los meses de primavera y verano.

TABLA 7: Diferencias existentes entre:

1. La HR media de las mínimas de la vaguada y la HR media de las mínimas de la ladera este del desierto.
2. La HR media de las mínimas de la exposiciones noreste y la HR media de las mínimas del espolón de la roca del Barranco del Sabinar
3. La HR media de las mínimas nocturnas de la vaguada y la HR media de las mínimas nocturnas de la ladera este del desierto.
4. La HR media de las mínimas nocturnas de la exposiciones noreste y la HR media de las mínimas nocturnas del espolón de la roca del Barranco del Sabinar

Meses	1.	2.	3.	4.
Febrero 1998	24.36	16.15	19.37	3.98
Marzo 1998	13.30	12.96	6.82	3.04
Abril 1998	4.18	12.80	2.73	3.45
Mayo 1998	1.32	14.21	1.85	1.93
Junio 1998	0.19	13.91	0.55	2.06
Julio 1998	0.42	13.40	1.63	1.66
Agosto 1998	1.50	12.32	0.02	1.54
Septiembre 1998	8.80	16.17	4.10	2.19
Octubre 1998	12.99	18.07	5.14	2.82
Noviembre 1998	12.49	18.10	4.84	3.56
Diciembre 1998	16.95	20.78	4.35	3.94
Enero 1999	18.29	16.65	9.47	4.17
Febrero 1999	16.71	18.93	10.00	3.91
Marzo 1999	14.89	22.98	8.50	2.99
Abril 1999	5.73		7.85	
Mayo 1999	1.50		1.39	
Media y σ_{n-1}	9.60 ± 7.65	16.25 ± 3.23	5.54 ± 4.87	2.95 ± 0.93

- La tabla 8 muestra la diferencia entre la HR media de las máximas y la HR media de las mínimas para cada exposición estudiada. Se muestran también las mismas diferencias cuando se consideran los datos diurnos y los nocturnos. Estas diferencias han sido significativamente menores en la cara noreste de la roca estudiada en la costa. La vaguada del desierto ha tenido diferencias más grandes que las de la cara noreste, pero menores que las del espolón y la ladera del desierto que son las dos exposiciones que han presentado las mayores oscilaciones entre las máximas y las mínimas. Además, hacia mediados-finales del otoño y durante el invierno, (especialmente en Diciembre y Enero), disminuyeron mucho estas diferencias, lo cual refleja el ascenso de las HR mínimas en estos meses.

TABLA 8 (página 90): Diferencias existentes entre (se ha restado siempre el valor más alto menos el más bajo):

1. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas en la vaguada.
 2. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas en la ladera este.
 3. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas en la exposición noreste.
 4. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas en el espolón.
 5. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas diurnas en la vaguada.
 6. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas diurnas en la ladera este.
 7. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas diurnas en la exposición noreste.
 8. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas diurnas en el espolón.
 9. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas nocturnas en la vaguada.
 10. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas nocturnas en la ladera este.
 11. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas nocturnas en la exposición noreste.
 12. La HR media de las máximas y la HR media de las mínimas nocturnas en el espolón.
-

Meses	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.
Febrero 1998	49.97	66.93	45.67	67.47	48.83	65.16	30.77	53.60	49.31	66.77	45.65	67.37
Marzo 1998	60.54	68.64	44.75	61.80	57.00	61.82	38.15	54.93	60.34	68.58	42.95	60.90
Abril 1998	59.21	61.86	49.94	66.01	56.16	55.71	44.68	61.22	58.88	61.75	49.29	65.83
Mayo 1998	69.93	69.58	48.15	64.84	68.35	66.83	45.55	62.84	69.28	69.29	47.69	64.44
Junio 1998	69.17	70.85	49.81	66.60	66.82	66.37	44.93	60.63	68.91	70.71	49.48	66.35
Julio 1998	63.58	67.16	47.67	62.97	59.35	60.01	42.63	58.12	63.22	67.08	46.69	62.41
Agosto 1998	60.85	64.08	45.71	60.20	56.77	58.10	37.74	52.39	60.69	64.01	45.52	60.09
Septiembre 1998	53.59	60.17	41.15	58.35	49.29	55.67	38.61	56.76	53.53	62.16	40.15	58.35
Octubre 1998	58.40	68.35	40.65	60.27	55.35	62.36	32.14	53.90	57.97	68.14	39.37	59.98
Noviembre 1998	42.95	53.87	33.33	52.41	39.18	48.06	28.48	48.74	42.42	53.49	32.45	52.23
Diciembre 1998	15.69	32.00	26.60	48.18	15.14	30.87	22.88	46.27	15.68	31.88	25.61	48.10
Enero 1999	20.72	37.49	29.04	46.55	19.66	34.53	23.59	43.95	20.49	36.87	26.79	45.55
Febrero 1999	46.63	58.11	34.17	54.29	43.86	52.19	28.92	49.87	46.53	58.00	33.72	54.08
Marzo 1999	44.10	55.49	30.06	53.38	42.42	52.79	27.14	51.13	44.13	55.45	30.06	53.38
Abril 1999	66.94	67.78			64.25	61.00			65.98	66.59		
Mayo 1999	59.37	62.42			55.29	55.18			58.98	62.12		
Media y σ_{n-1}	52.60 ± 15.8	60.30 ± 11.2	40.48 ± 8.24	58.81 ± 6.84	49.86 ± 15.2	55.42 ± 10.3	34.73 ± 8.02	53.88 ± 5.66	52.27 ± 15.7	60.18 ± 11.3	39.67 ± 8.44	58.50 ± 6.88

- La figura 23 muestra de forma conjunta la HR media, máxima absoluta y mínima absoluta mensuales registradas en las dos localidades estudiadas. La Figura 24 muestra los mismos parámetros cuando se consideran sólo los valores registrados durante el día (24a) y cuando se consideran sólo los valores registrados durante la noche (24b).

La figura 25a muestra la humedad relativa media mensual de las máximas y la HR media mensual de las mínimas en las dos localidades estudiadas. La figura 25b muestra la HR media mensual de las máximas cuando se consideran sólo los datos diurnos, y la figura 25c muestra la HR media mensual de las mínimas cuando se consideran los datos nocturnos. No se muestra una figura con las HR medias de las máximas nocturnas y con las HR medias de las mínimas diurnas porque coinciden con las obtenidas cuando se consideran todos los datos y por tanto con la figura 25a.

- Entre los meses de Abril y Noviembre de 1998, (ambos inclusive), las dos exposiciones de la localidad del Barranco del Sabinar han presentado mayor HR media mensual que las dos exposiciones del desierto. En Marzo de 1998 la HR media de la vaguada fue mayor que la de las dos exposiciones de la costa, aunque éstas siguieron presentando un HR media más alta que la registrada en la ladera este del desierto. En Diciembre la HR de las dos exposiciones del desierto quedaron por encima de la registrada en cualquiera de las exposiciones de la localidad de la costa. En Enero de 1999 la vaguada volvió a presentar la HR más alta, pero en cambio la ladera este no se diferenció de ninguna de las dos exposiciones de la costa. En Febrero y Marzo de 1999 la cara noreste de la costa presentó la HR media más alta seguida de la vaguada, seguida a su vez del espolón y por último la ladera este registró la HR media más baja. Por tanto, la ladera este ha presentado las HR medias mensuales más bajas excepto en Diciembre y Enero, y la vaguada quedó por encima de la costa en los meses de Marzo, Diciembre y Enero.

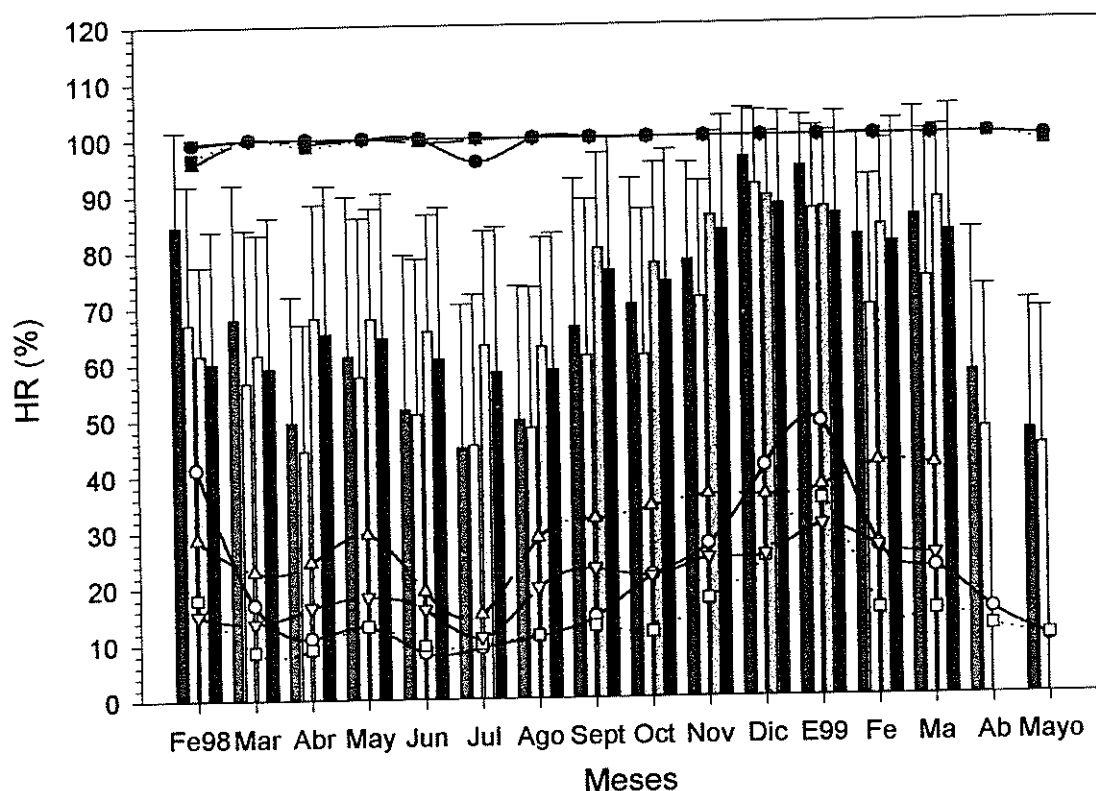


Figura 23. Variación mensual de la humedad relativa media, máxima absoluta y mínima absoluta registradas en la vaguada y ladera este del Desierto de Tabernas y en el espolón y cara noreste de la roca del Barranco del Sabinar (Centro de Experiencias Michelin).

- HR media mensual registrada en la vaguada
- HR media mensual registrada en la ladera este
- ▨ HR media mensual registrada en exposición noreste
- HR media mensual registrada en el espolón
- HR máxima absoluta mensual registrada en vaguada
- HR mínima absoluta mensual registrada en vaguada
- ...■... HR máxima absoluta mensual registrada en la ladera este
- ...□... HR mínima absoluta mensual registrada en la ladera este
- ▲— HR máxima absoluta mensual registrada en exposición noreste
- △— HR mínima absoluta mensual registrada en exposición noreste
- ▼— HR máxima absoluta mensual registrada en el espolón
- ▽— HR mínima absoluta mensual registrada en el espolón

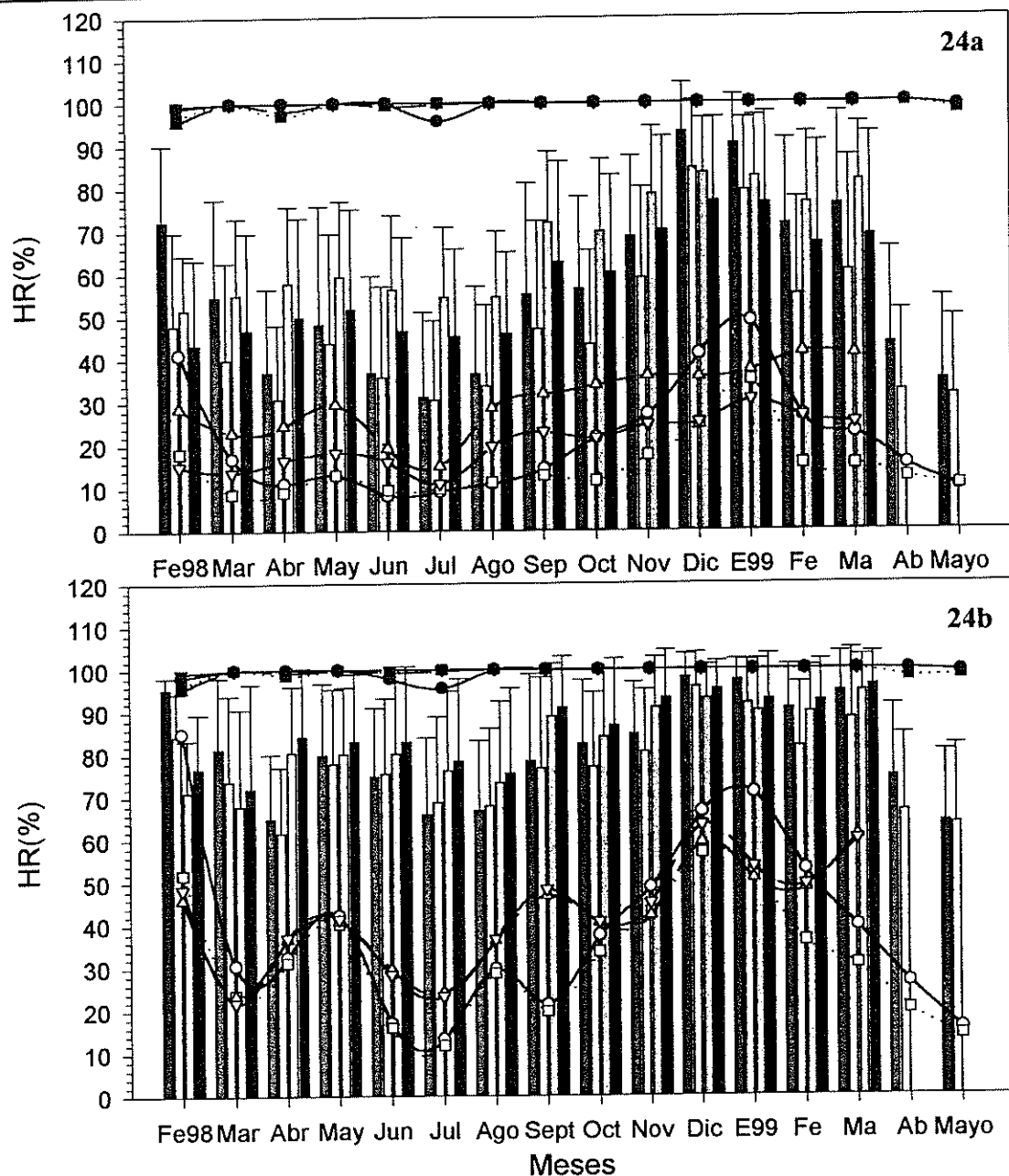
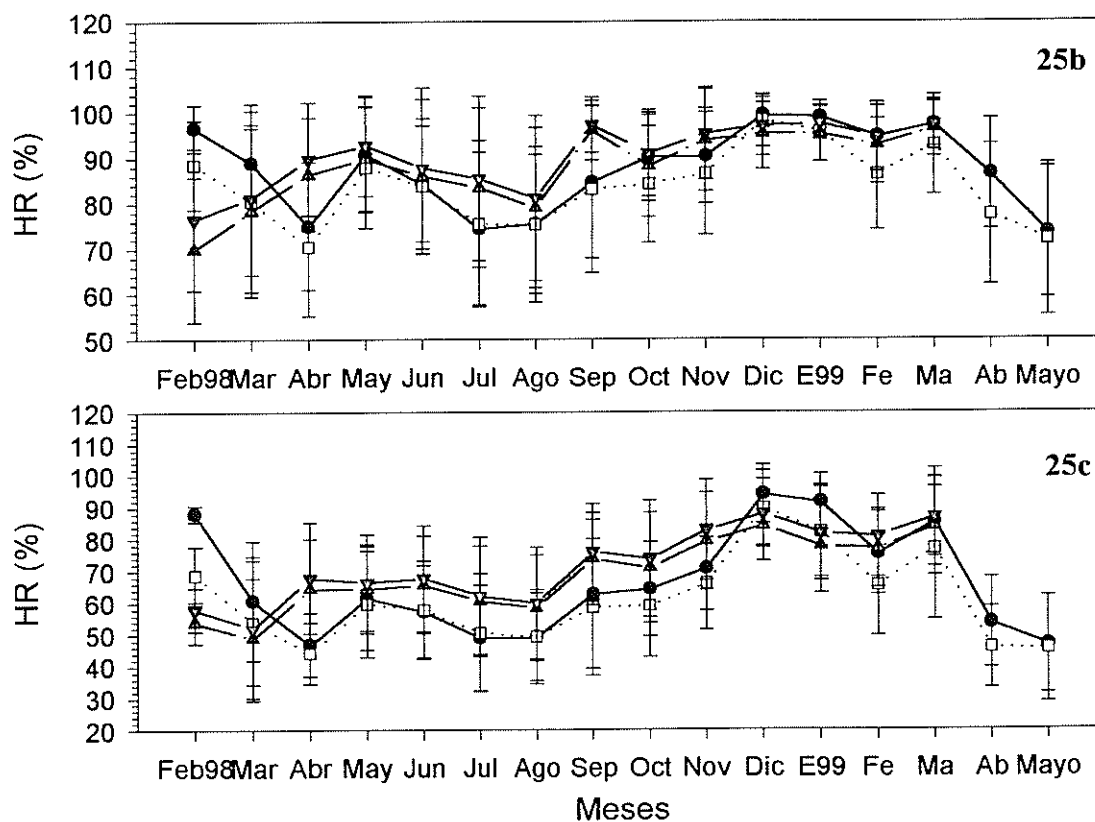
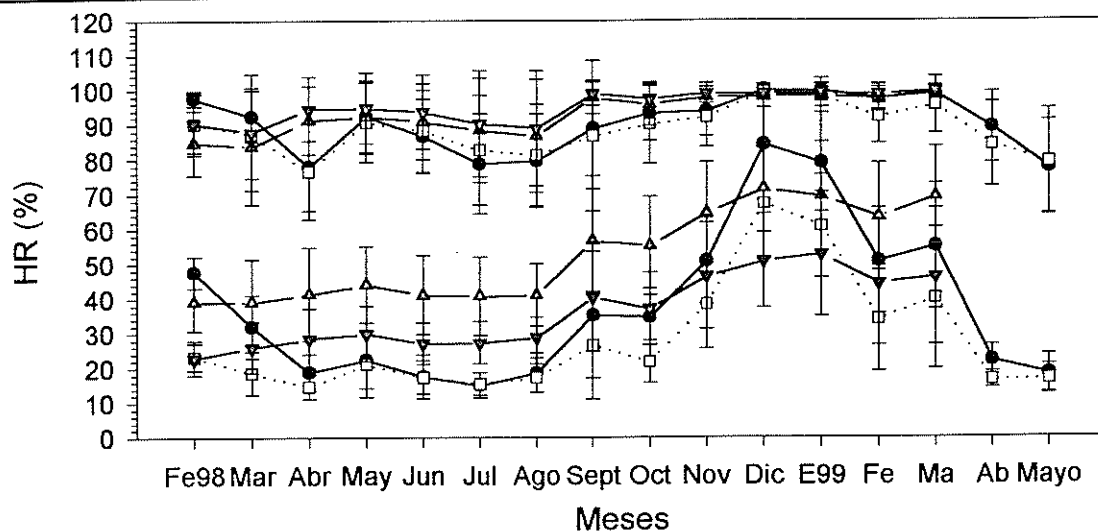


Figura 24. Variación mensual de la humedad relativa media, máxima absoluta y mínima absoluta diurna (a) y nocturna (b) registradas en el Desierto de Tabernas y en el Barranco del Sabinar.

- HR media mensual diurna / nocturna registrada en la vaguada
- HR media mensual diurna / nocturna registrada en la ladera este
- ▨ HR media mensual diurna / nocturna registrada en exposición noreste
- ▤ HR media mensual diurna / nocturna registrada en el espolón
- HR máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en vaguada
- HR mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en vaguada
- ... HR máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en ladera este
- ... HR mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en ladera este
- ▨... HR máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en exposición noreste
- ▤... HR mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en exposición noreste
- ▼... HR máxima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en el espolón
- ▽... HR mínima absoluta diurna / nocturna mensual registrada en el espolón



Figuras 25b y 25c. Variación mensual de la HR media de las máximas diurnas (18b) y de la HR media de las mínimas nocturnas (18c) en el Desierto de Tabernas y en el Barranco del Sabinar.

Cuando se consideran los datos registrados durante el día, los resultados han sido muy parecidos a los expuestos en el párrafo anterior, siendo las únicas diferencias: en Marzo de 1998, la HR media registrada en la vaguada no presentó diferencia significativa con la registrada en la cara noreste de la roca de la costa, aunque sí fue superior que la registrada en el espolón. En Noviembre la vaguada del desierto se igualó con el espolón de la costa. En Diciembre la ladera este no presentó diferencia significativa con la cara noreste de la roca de la costa. En Enero de 1999 la ladera este del desierto registró un valor de HR media más alto que el del espolón de la costa, pero menor que el de la cara noreste. Por tanto, otra vez, la vaguada ha vuelto a presentar valores mayores que la costa en los meses de Marzo, Diciembre y Enero. En el resto de los meses comprendidos en el periodo de estudio ha sido la cara noreste de la roca de la costa la que ha registrado la HR media mensual más alta. La ladera este del desierto, excepto en Diciembre y Enero, ha presentado los valores más bajos de HR media mensual.

Cuando se consideran sólo los datos registrados durante la noche se encuentra que en el periodo comprendido entre Abril y Noviembre de 1998, (con excepción de Mayo en que la vaguada no ha presentado diferencia significativa con la cara noreste), otra vez las dos exposiciones estudiadas en la costa han presentado HR media mensual nocturna más alta que las dos localidades del desierto. Aunque ahora, en la costa el espolón ha presentado valores mayores que la cara noreste. En Marzo, al igual que en Diciembre y en Enero, la vaguada del desierto ha presentado el valor más alto y la cara noreste de la roca costera el más bajo. El espolón de la costa y la ladera este del desierto no presentaron diferencia significativa entre sí y quedaron por debajo de la vaguada pero por encima de la cara noreste. En Febrero y Marzo de 1999 el espolón registró la HR media mensual nocturna más alta y la ladera este la más baja. La vaguada y la cara noreste no se diferenciaron entre sí.

- Cuando se compara la HR media obtenida a partir de la máxima registrada cada día del mes en las cuatro exposiciones estudiadas, se encuentra que las dos

exposiciones de la costa han presentado HR medias de las máximas más altas que las registradas en las dos exposiciones del desierto en los meses de Abril, Mayo, Septiembre, Octubre Noviembre, Diciembre de 1998 y Enero de 1999. En Marzo de 1998 la vaguada del desierto presentó HR media de las máximas mayor que la registrada en la cara noreste de la roca de la costa. En Junio y Agosto, la vaguada presentó HR media de las máximas menor que la del espolón, y en Julio menor que las registradas en cualquiera de las dos localidades de la costa. Sin embargo la ladera este no presentó diferencia significativa con la costa ni en Julio ni en Agosto. En Febrero y Marzo de 1999 la ladera este del desierto registró HR media de las máximas menores que en el resto de las exposiciones estudiadas. Sin embargo la vaguada no se diferenció de ninguna de las dos exposiciones de la costa. Es llamativa la tendencia de la vaguada a presentar las HR medias de las máximas más bajas y el espolón las más altas.

Cuando se consideran sólo los datos registrados durante el día se encontraron las siguientes diferencias con respecto a lo indicado cuando se consideran todos los datos. En Marzo de 1998 la HR media de las máximas diurnas de la vaguada del desierto ha quedado por encima de la registrada en cualquiera de las otras tres exposiciones estudiadas, que no han mostrado diferencia significativa entre sí. En Junio y Agosto no hubo diferencia significativa entre las HR medias de las máximas diurnas de las cuatro exposiciones estudiadas. En Julio el espolón registró un valor significativamente superior al encontrado en las dos exposiciones del desierto. En Octubre y Noviembre la vaguada no se diferenció de la costa. En Octubre la ladera este quedó por debajo del espolón aunque no se diferenció de la cara noreste. En Noviembre la ladera este volvió a presentar un valor inferior al del espolón y también inferior al de las dos exposiciones de la costa. En Diciembre y Enero la vaguada del desierto registró una HR media de las máximas diurnas superior a la registrada en la cara noreste de la roca costera e igual a la registrada en el espolón. La ladera no se diferenció de ninguna de las exposiciones de la costa. En Marzo de 1999 la ladera este presentó un valor menor que el espolón, pero sin diferencia con la cara noreste.

Las diferencias entre las HR medias de las máximas de las dos localidades estudiadas fueron mayores en Abril de 1998, como consecuencia del importante descenso que experimentó ese mes la HR en el desierto. También en los meses de Julio, Agosto y Septiembre parecieron incrementarse un poco esas diferencias, pero en los meses sucesivos disminuyeron de forma importante.

- Entre los meses de Abril y Agosto de 1998 las dos exposiciones de la localidad costera presentaron HR medias de las mínimas superiores a las registradas en cualquiera de las dos exposiciones del desierto. Pero a partir de Septiembre comenzó a ascender la HR media de las mínimas en el desierto de forma que en Septiembre, Octubre y Noviembre, la vaguada ya no presentó diferencia significativa con el espolón. En Diciembre y Enero, la vaguada es la que ha registrado el valor más alto de HR media de las mínimas, y el espolón el más bajo. En Diciembre, la ladera este del desierto no se diferenció de la cara noreste de la roca costera, ni en Enero del espolón quedando ambos por debajo de la vaguada y de la cara noreste. En Febrero y Marzo de 1999 la cara noreste de la roca volvió a registrar los valores más altos, y la ladera este del desierto los más bajos, (aunque en Marzo no se diferenció del espolón). Los valores registrados en la vaguada y el espolón no presentaron diferencia significativa ninguno de los dos meses. Marzo de 1998 fue parecido a Marzo de 1999 con la diferencia de que los valores de la vaguada y el espolón sí presentaron diferencia significativa quedando la vaguada por encima del espolón.

Cuando se consideran las HR medias de las mínimas nocturnas se observa también que en el periodo comprendido entre los meses de Abril y Noviembre de 1998, (con excepción de Mayo y Octubre), las dos exposiciones de la costa presentaron valores superiores que los registrados en cualquiera de las dos exposiciones del desierto. En Mayo de 1998 no hubo diferencia significativa entre las cuatro exposiciones, y en Octubre el espolón de la costa presentó un valor superior a los registrados en el desierto. En Diciembre de 1998 y Enero de 1999 las HR medias de las mínimas nocturnas del desierto experimentaron también el ascenso ya indicado anteriormente, de tal manera

que en ambos meses se registró el valor más alto en la vaguada. En Febrero de 1999 ya se notó el descenso de la HR media de las mínimas en el desierto, de forma que el valor de la ladera quedó por debajo de los de la costa. Marzo ha presentado distintas tendencias los dos años estudiados. En Marzo de 1998 la vaguada presentó un valor más alto que la cara noreste de la roca, pero en Marzo de 1999 la vaguada ha presentado un valor similar a los de la costa, y ha sido la ladera este la que ha quedado por debajo del espolón.

ESTUDIO DE LA DENSIDAD DE FLUJO DE FOTONES FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVOS (PPFD).

La figura 26a muestra la PPFD media mensual y máxima mensual de la PPFD diaria en las dos localidades (y por tanto las cuatro exposiciones) estudiadas. En la figura 26b se muestra el valor de la PPFD mínima mensual de la PPFD diaria.

- La PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en las dos exposiciones estudiadas en el desierto alcanzó el valor más alto de todo el periodo de estudio en los meses de Junio y Julio de 1998 ($43.9 / 41.9 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en Junio / Julio en la vaguada y $50.8 / 50.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la ladera este). En Diciembre de 1998 y Enero de 1999 se registró el valor más bajo ($3.3 / 3.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en Diciembre / Enero en la vaguada y $8.9 / 9.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la ladera este). La PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en la vaguada en Noviembre fue muy parecida a la de Diciembre y Enero, pero dada la baja dispersión de los datos se puede considerar que hay diferencia significativa entre ellas. En ninguna de las dos exposiciones estudiadas se ha encontrado diferencia significativa entre la PPFD media mensual de Marzo, Abril y Mayo de 1998 y la de los mismos meses del año 1999.

La evolución mensual de la PPFD media de la PPFD diaria registrada en las dos exposiciones estudiadas en el Barranco del Sabinar fue muy similar a la del desierto. El valor más alto se encontró en los meses de Mayo, Junio y Julio de 1998 en la exposición noreste de la roca ($17.2 / 17.7 / 16.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), y en los meses de Junio y Julio en el espolón ($52.7 / 53.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). Los valores más bajos de todo el periodo de estudio se registraron en los meses de Diciembre y Enero de 1999 ($2.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la exposición noreste de la roca y $16.6 / 18.0 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en el espolón de la roca). En ambas exposiciones se observa que la PPFD media mensual de Marzo de 1998 fue mayor que la de Marzo de 1999, pero esto puede ser un artefacto debido a que no se tienen todos los datos de Marzo de 1999.

En las dos localidades estudiadas llama la atención la diferencia entre la PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en los meses de primavera-verano y la de los meses de invierno.

- La vaguada del desierto ha presentado menor PPFD media mensual que la ladera este durante todo el periodo de estudio. Asimismo, el espolón de la roca costera ha registrado PPFD media mensual mucho más alta que la exposición noreste en todos los meses estudiados. Si se comparan conjuntamente las dos localidades, se observa que excepto en Febrero, Mayo y Junio de 1998, el espolón de la costa ha presentado la PPFD media mensual más alta, seguido de la ladera este del desierto, seguida a su vez por la vaguada del desierto, y la exposición noreste de la roca de la costa que es la que ha presentado la menor PPFD media mensual. En Febrero de 1998 no se encontró diferencia significativa entre la vaguada y la exposición noreste, si bien este resultado no es muy representativo dados los pocos datos que se tienen del mes de Febrero de 1998. En Mayo y Junio, la PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en la ladera este no presentó diferencia significativa con la del en el espolón. En los meses de Noviembre y Diciembre de 1998, así como en Enero de 1999, la vaguada y la exposición noreste han presentado valores de PPFD media mensual muy parecidos, pero como la dispersión de los datos ha sido tan pequeña, puede considerarse que la vaguada ha tenido mayor PPFD media mensual que la exposición noreste.

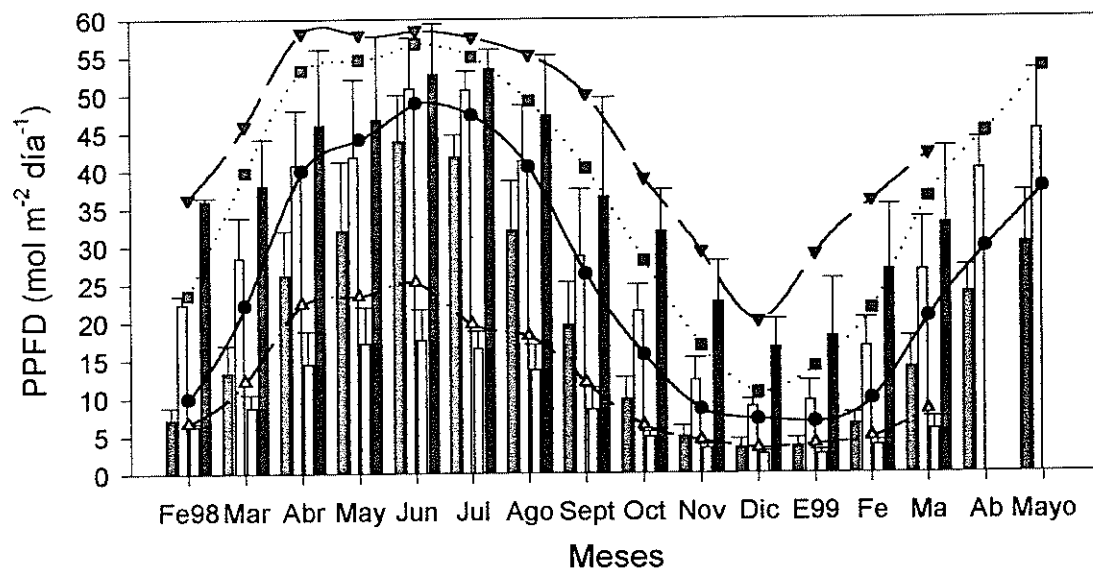


Figura 26a. PPFD media mensual y PPFD máxima mensual de la PPFD diaria registrada en las dos localidades estudiadas.

- PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en la vaguada del desierto
- PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en la ladera este del desierto
- ▨ PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en la cara noreste de la roca costera
- PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en el espolón de la roca costera
- PPFD máxima mensual de la PPFD diaria registrada en la vaguada
- PPFD máxima mensual de la PPFD diaria registrada en la ladera este
- △ PPFD máxima mensual de la PPFD diaria registrada en exposición noreste
- ▽ PPFD máxima mensual de la PPFD diaria registrada en el espolón

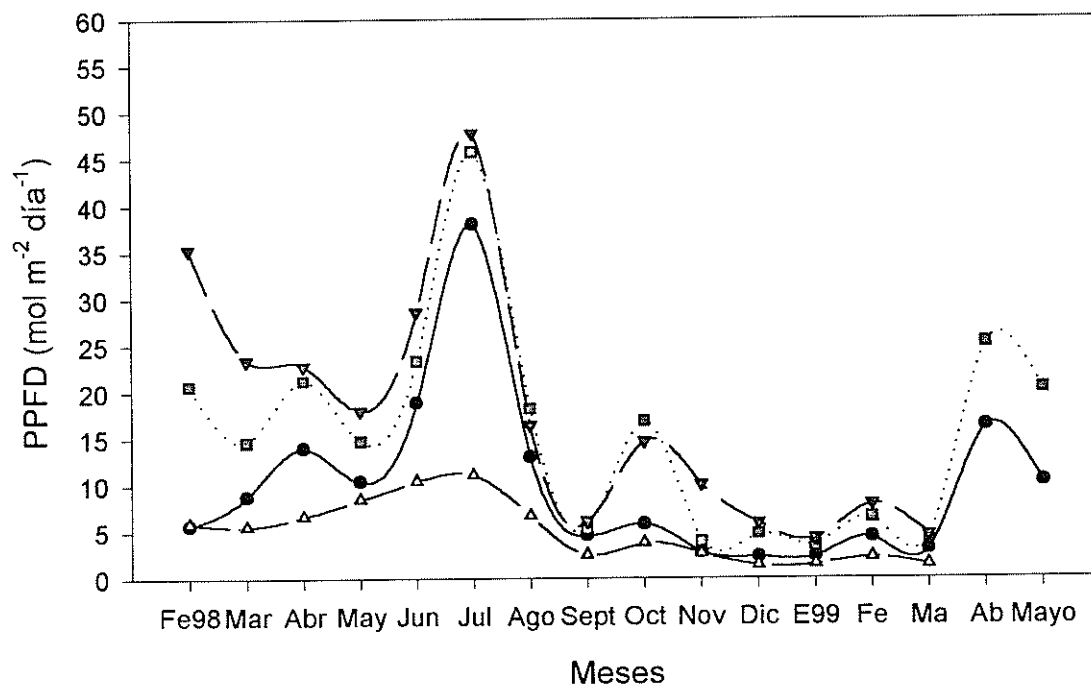


Figura 26b. PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en las dos localidades estudiadas.

- PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en la vaguada
- PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en la ladera este
- △ PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en la cara noreste
- ▽ PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en el espolón

- La tabla 9 muestra las diferencias existentes cada mes entre la PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en cada una de las dos exposiciones de cada localidad.

TABLA 9: Diferencias existentes entre (se ha restado siempre el valor más alto menos el más bajo):

1. La PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en la ladera este y en la vaguada.
2. La PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en el espolón y en la exposición noreste.
3. La PPFD máxima mensual de la PPFD diaria registrada en la ladera este y en la vaguada del desierto.
4. La PPFD máxima mensual de la PPFD diaria registrada en el espolón y en la exposición noreste de la roca del Barranco del Sabinar.
5. La PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en la ladera este y en la vaguada del desierto.
6. La PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en el espolón y en la exposición noreste de la roca del Barranco del Sabinar.

Meses	1.	2.	3.	4.	5.	6.
Febrero 1998	15.17	29.74	13.62	29.67	15.02	29.47
Marzo 1998	15.12	29.32	17.56	33.77	5.80	17.86
Abril 1998	14.53	31.50	13.22	35.88	7.23	16.20
Mayo 1998	9.62	29.53	10.43	34.49	4.32	9.52
Junio 1998	6.92	35.05	7.80	33.21	4.46	18.16
Julio 1998	8.80	36.85	7.69	37.88	7.71	36.66
Agosto 1998	9.19	33.48	8.70	37.12	5.15	9.73
Septiembre 1998	9.00	27.98	13.94	38.10	0.75	3.62
Octubre 1998	11.64	27.14	12.38	32.61	11.05	10.97
Noviembre 1998	7.47	19.28	8.33	25.01	1.20	7.41
Diciembre 1998	5.53	14.03	3.54	16.83	2.48	4.59
Enero 1999	5.98	15.40	7.33	25.10	1.20	2.85
Febrero 1999	10.24	23.19	11.94	31.23	2.13	5.78
Marzo 1999	12.82	27.24	15.71	33.90	1.27	3.25
Abril 1999	16.18		15.22		8.91	
Mayo 1999	14.78		15.87		9.97	
Media y σ_{n-1}	10.81 \pm 3.56	27.12 \pm 6.91	11.45 \pm 3.91	31.77 \pm 5.95	5.54 \pm 4.18	12.58 \pm 10.21

Se puede observar, (al igual que en la figura 26), que durante todo el periodo de estudio las diferencias existentes entre la PPFD media mensual registrada en el espolón y la registrada en la exposición noreste de la roca son mucho más importantes que las diferencias existentes entre las dos exposiciones del desierto. En ambas localidades, en los meses de Diciembre y Enero estas diferencias se han hecho más pequeñas, y en la localidad de la costa se observa también que en los meses de Junio, Julio y Agosto estas diferencias se incrementan.

- Cuando se estudia la PPFD máxima mensual de la PPFD diaria se observa prácticamente lo mismo que cuando se estudiaba la PPFD media mensual de la PPFD diaria. En la vaguada del desierto los valores más altos se han encontrado en Junio y Julio ($48.9 / 47.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), mientras que en la ladera este del desierto y en el espolón de la costa los valores observados entre los meses de Abril y Julio de 1998 han sido muy similares formando casi una meseta. En la ladera este han oscilado entre un $53.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en Abril y un $56.71 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en Junio, y en el espolón han oscilado entre un $57.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en Julio y un $58.6 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en Junio. En la exposición noreste de la roca de la costa los valores más altos han aparecido en Abril, Mayo y Junio ($22.4 / 23.5 / 25.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ respectivamente). En el espolón de la costa y en la ladera este del desierto se observa claramente un pico en el mes de Diciembre en el que se registró el valor más bajo de PPFD máxima mensual de la PPFD diaria ($10.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la ladera este y $20.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en el espolón). En cambio en la vaguada del desierto y en la exposición noreste de la roca costera, los valores más bajos de PPFD máxima mensual forman una pequeña meseta entre los meses de Noviembre y Enero de 1999 ($8.5 / 7.1 / 6.8 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en vaguada y $4.4 / 3.4 / 3.9 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la exposición noreste).

En la vaguada del desierto, la PPFD máxima mensual en Abril y Mayo de 1999 fue bastante más baja que la registrada en los mismos meses del año anterior. En cambio, en la ladera este se registraron valores muy similares en Marzo, Abril, Mayo de los dos años del periodo de estudio.

- Se mantiene también el hecho de que la PPFD máxima mensual ha sido más alta en la ladera este que en la vaguada del desierto, y la del espolón de la costa ha sido mucho más alta que la de la exposición noreste en todos los meses estudiados (Tabla 15). A su vez, comparando las cuatro exposiciones, el espolón de la roca costera es el que ha presentado siempre la PPFD máxima mensual más alta y la exposición noreste de la roca costera la máxima más baja. En los meses de Junio y Julio, el valor de la ladera este se acercó bastante al del espolón.

- La tabla 9 muestra también la diferencia existente cada mes entre la PPFD máxima de las dos exposiciones de cada localidad. La diferencia es mucho mayor entre las dos exposiciones de la costa que entre las dos del desierto. Además, estas diferencias en el caso de las dos exposiciones del desierto se hacen más pequeñas en los meses de Junio, Julio y Agosto, y en los meses de Noviembre, Diciembre y Enero. En la localidad costera, estas diferencias sólo se hacen más pequeñas en los meses de Noviembre, Diciembre y Enero, pero no en verano. En las dos localidades las diferencias más pequeñas se encuentran en Diciembre.

- Cuando se estudia en las dos exposiciones del desierto la evolución de la PPFD mínima mensual de la PPFD diaria, se observa que este valor ha ido ascendiendo desde Febrero de 1998 en que comenzó la toma de datos hasta Julio en que aparece un pico con el valor más alto de todo el periodo de estudio ($38.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la vaguada y $45.8 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la ladera este). En los meses de Noviembre, Diciembre y Enero de 1999 se observa una meseta con los valores más bajos de todo el periodo de estudio ($2.7 / 2.3 / 2.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la vaguada y $3.9 / 4.8 / 3.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la ladera este). La PPFD mínima mensual de Marzo de 1998 fue mayor que la de Marzo de 1999 en ambas exposiciones. En cambio la de Abril de 1998 fue menor que la de Abril de 1999. En la vaguada, la PPFD mínima mensual de Mayo de 1998 fue similar a la de Mayo de 1999, pero en la ladera este la de Mayo de 1999 fue superior a la de Mayo de 1998.

La evolución de la PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en la exposición noreste de la roca estudiada en la costa ha presentado muchas menos oscilaciones de las encontradas en las dos exposiciones del desierto y en el espolón de la roca. Esto es consecuencia de la baja PPFD media mensual de la PPFD diaria registrada en la exposición noreste de la roca en relación a la registrada en las otras tres exposiciones estudiadas. En la exposición noreste se ha ido observando un suave ascenso de la PPFD mínima mensual desde Febrero hasta Junio y Julio en que aparecieron los valores más altos de todo el periodo de estudio ($10.4 / 11.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). En Enero y Febrero de 1999 se registraron los más bajos ($1.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$).

La evolución de la PPFD mínima mensual de la PPFD diaria registrada en el espolón de la roca costera ha sido muy paralelo al observado en las dos exposiciones del desierto. En Julio en que se registró el valor más alto ($47.8 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), y en Enero de 1999 apareció el valor más bajo de todo el periodo de estudio ($4.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$).

- Cuando se comparan las dos exposiciones del desierto se observa que la ladera este ha presentado valores de PPFD mínima mensual más altos que los de la vaguada. El espolón de la roca ha presentado valores más altos que los de la exposición noreste de la roca. La tabla 9 muestra las diferencias existentes entre los valores de PPFD mínima mensual de las dos exposiciones de cada localidad estudiada. Estas diferencias, como ya se aprecia en la figura 26b, no son muy llamativas entre las dos exposiciones del desierto. En cambio estas diferencias fueron mucho más importantes entre las dos exposiciones de la roca costera., aunque en los meses de Septiembre, Noviembre, Diciembre, Enero, Febrero y Marzo de 1999 estas diferencias mostraron un descenso.

Cuando se comparan las cuatro exposiciones estudiadas, como era de esperar, el espolón presentó los valores más altos de PPFD mínima mensual de la PPFD diaria excepto en Agosto y Octubre que fue la ladera este del desierto la que presentó los valores más altos. La ladera este del desierto ha presentado valores bastante cercanos, aunque más bajos (excepto en los dos meses indicados), que el espolón. La vaguada ha

presentado valores más bajos que los del espolón y la ladera este, aunque en Agosto se acercaron mucho los valores de las tres exposiciones. La exposición noreste de la roca costera ha presentado los valores más bajos.

- La Figura 27 muestra la PPFD mensual registrada en cada una de las exposiciones estudiadas. Los resultados en cuanto a los meses y exposiciones que han presentado los valores más altos y más bajos, son los mismos expuestos ya cuando se habló de la PPFD media mensual y de la PPFD máxima mensual de la PPFD diaria. Cabe destacar en esta figura la baja PPFD mensual registrada en la exposición noreste de la roca costera con respecto a la registrada en el espolón o en la ladera este del desierto. Esto es especialmente llamativo en los meses de Mayo, Junio y Julio, en los que la PPFD mensual registrada en la exposición noreste fue de 534.3 / 530.3 / 514.7 mol m⁻² mes⁻¹, mientras que en el espolón fue de 1449.8 / 1581.9 / 1656.9 mol m⁻² mes⁻¹, y en la ladera este del desierto de 1295.4 / 1525.4 / 1571.4 mol m⁻² mes⁻¹. La vaguada del desierto presentó valores intermedios. Desde mediados de otoño y en el invierno las diferencias entre la PPFD mensual registrada en la vaguada y la registrada en la exposición noreste se hicieron muy pequeñas. En los meses de Octubre, Noviembre, Diciembre de 1998 y Enero de 1999, las PPFD mensuales registradas en la vaguada del desierto fueron de 305.8 / 145.6 / 103.3 / 113.0 mol m⁻² mes⁻¹ respectivamente, y en la exposición noreste de la roca de la costa fueron de 150.8 / 100.7 / 81.2 / 81.8 mol m⁻² mes⁻¹. Durante esos meses las diferencias de PPFD acumulada entre la exposición noreste y el espolón continuaron siendo importantes aunque menos que en los meses de primavera y verano. Los valores de PPFD acumulada en el espolón en esos meses fueron de 992.2 / 679.1 / 516.2 / 559.1 mol m⁻² mes⁻¹. Desde finales de verano y a medida que se acerca el invierno las diferencias entre la PPFD mensual registrada en la exposición noreste de la roca del espolón y la registrada en la ladera este del desierto se van acortando también de forma que en los meses de Diciembre y Enero estas diferencias no fueron tan importantes. En Diciembre la PPFD acumulada en la ladera este fue de 274.8 mol m⁻² mes⁻¹, y en Enero de 298.5 mol m⁻² mes⁻¹.

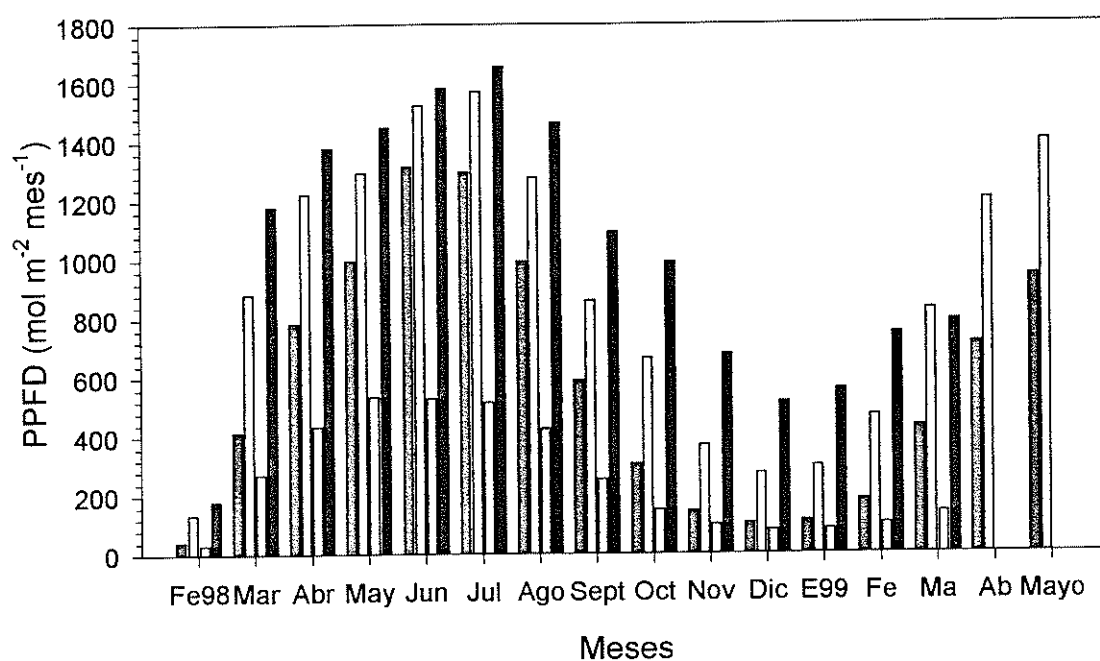






Figura 27. PPFD mensual registrada en cada una de las cuatro exposiciones estudiadas.

-  PPFD mensual registrada en la vaguada
-  PPFD mensual registrada en la ladera este
-  PPFD mensual registrada en exposición noreste
-  PPFD mensual registrada en el espolón

La figura 28 muestra para cada una de las exposiciones estudiadas todos los datos de T^a, HR y PPFD que se han registrado a lo largo del periodo de estudio.

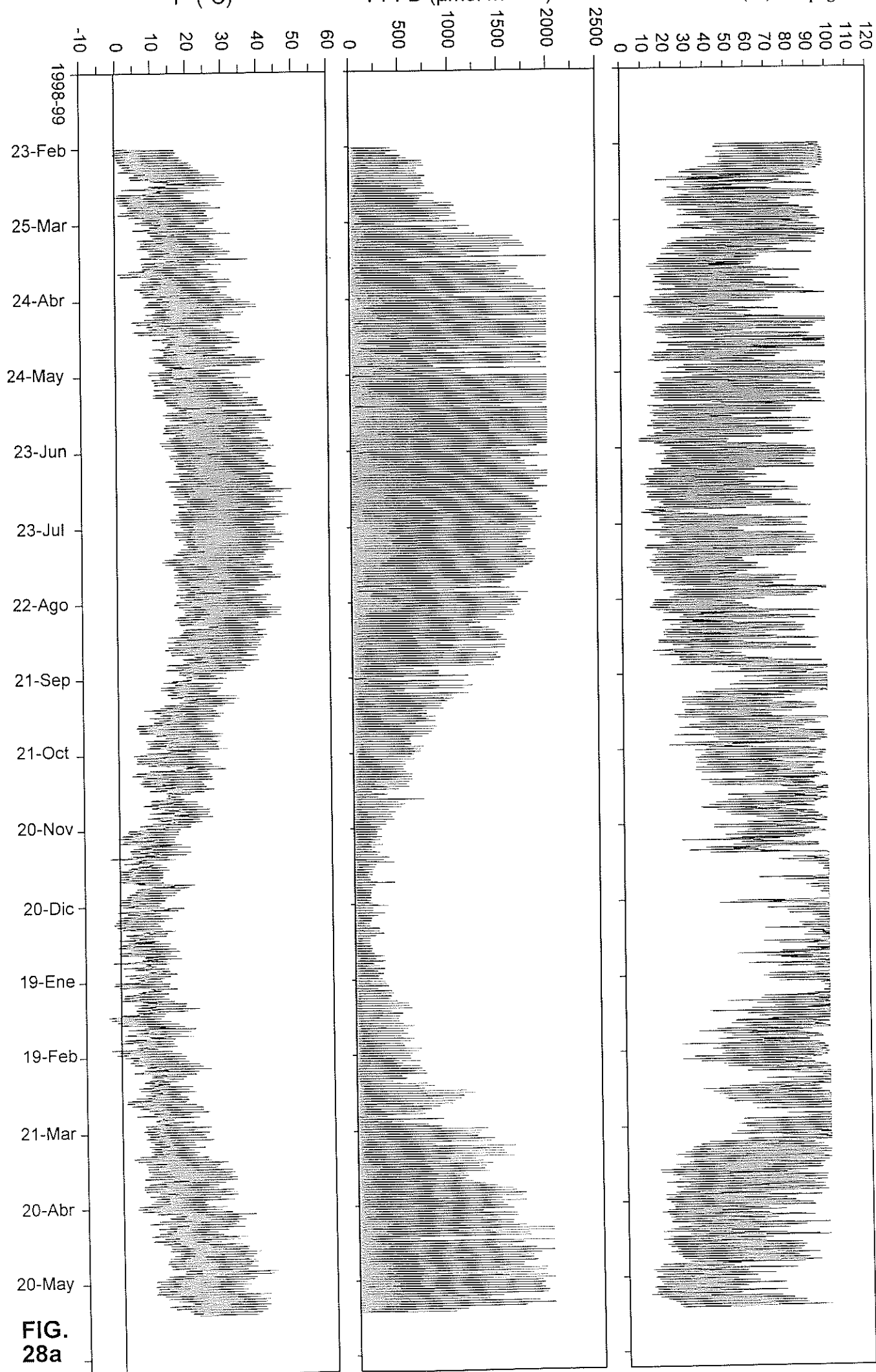
Figura 28. Condiciones microclimáticas registradas entre el 23 de Febrero de 1998 y el 31 de Mayo de 1999 en las exposiciones de vaguada (a) y ladera este (b) del Desierto de Tabernas donde habita *T. lacunosus*. Condiciones microclimáticas registradas entre el 24 de Febrero de 1998 y el 25 de Marzo de 1999 en las exposiciones noreste (c) y espolón (d) del Barranco del Sabinar donde habita *R. bourgeana*. HR = humedad relativa expresada en %; PPFD = densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos expresada en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; y T^a = temperatura expresada en °C.

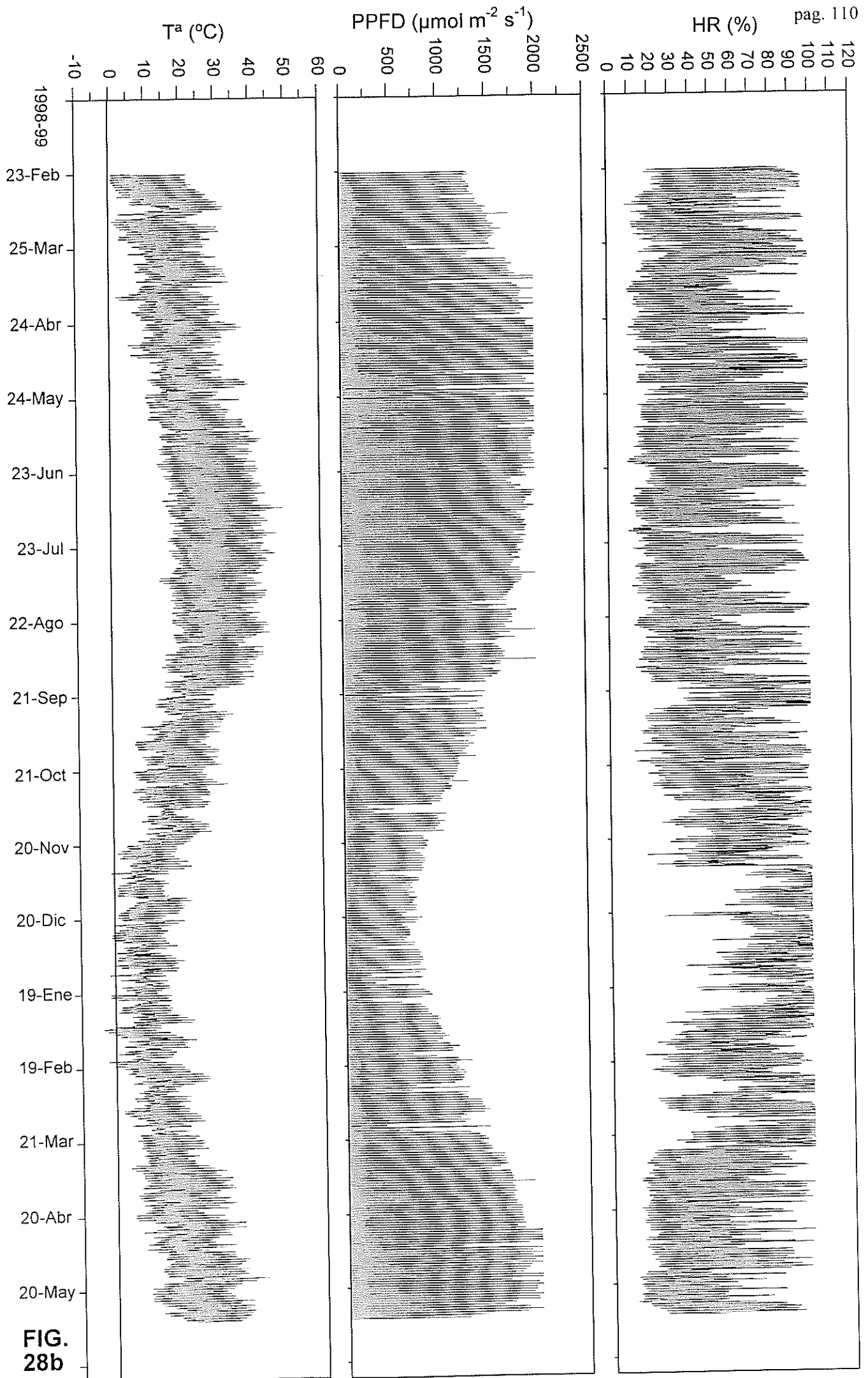
T^a (°C)

PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

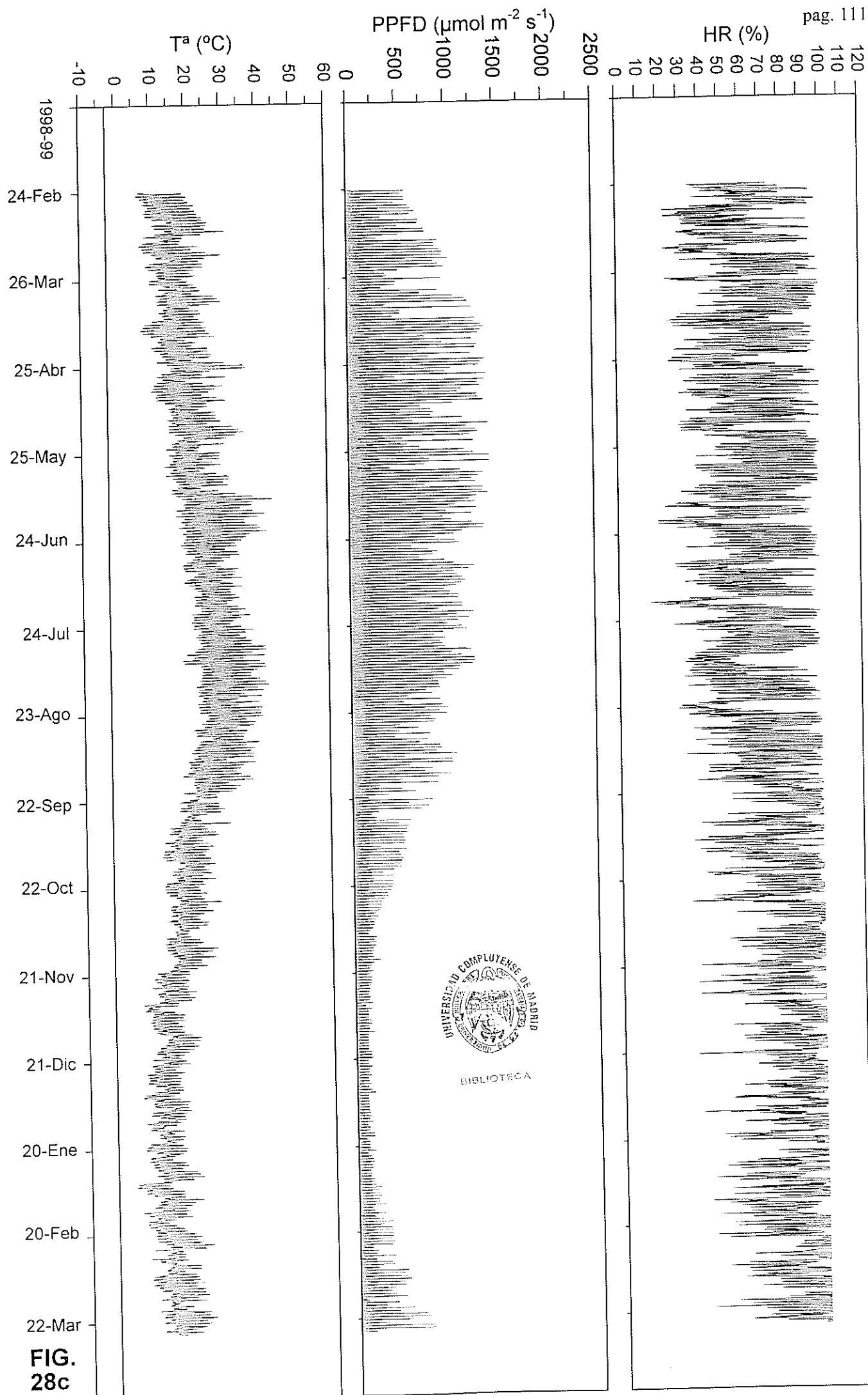
HR (%)

pag. 109





**FIG.
28b**



**FIG.
28c**

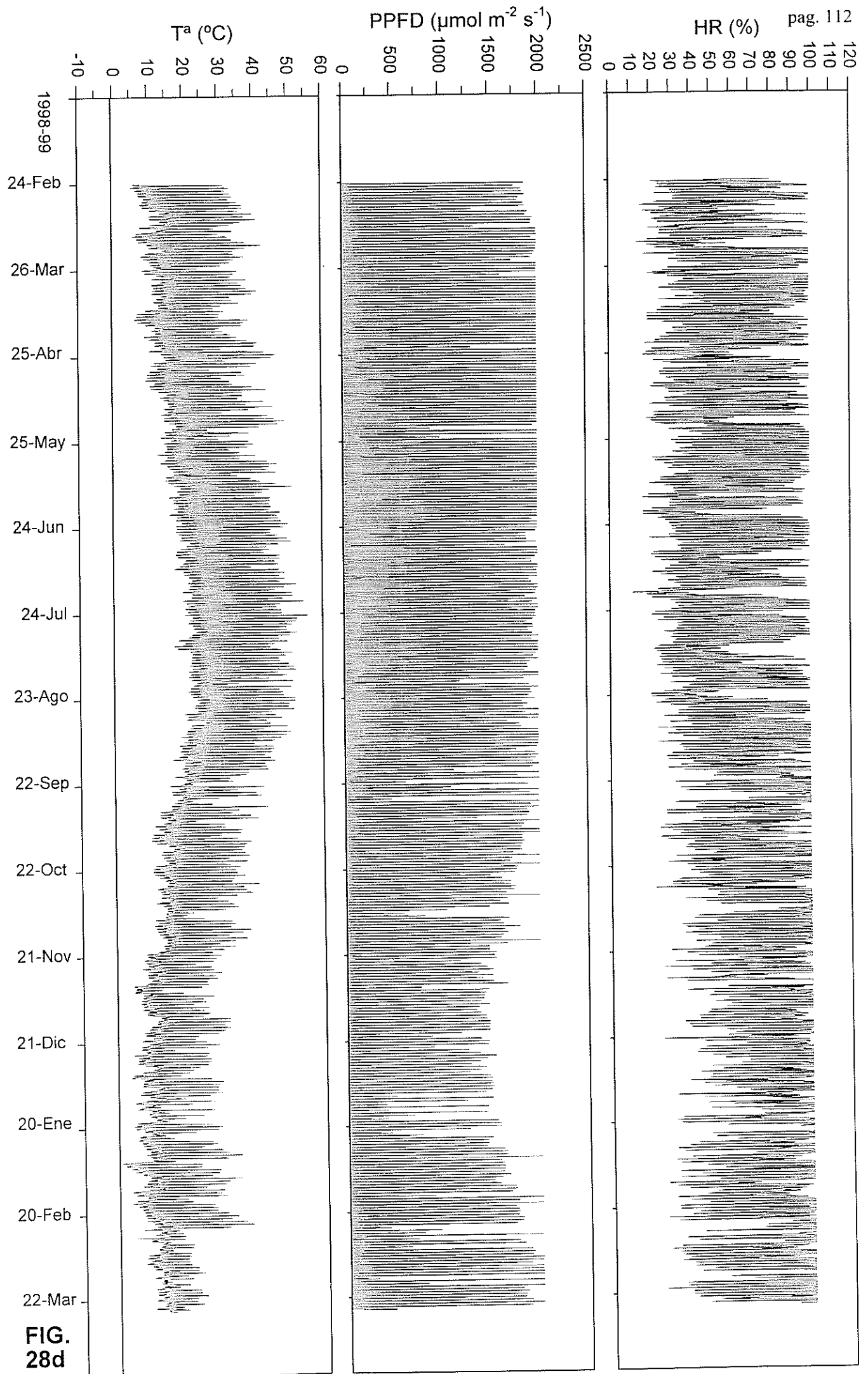


FIG.
28d

CONCLUSIONES.

- Durante la noche la vaguada del desierto ha resultado ser más fría que la ladera este en todos los meses comprendidos en el periodo de estudio. Asimismo, y también durante la noche, la vaguada ha sido más húmeda que la ladera este excepto en los meses de Junio, Agosto y Septiembre de 1998, así como en Mayo de 1999, en que no hubo diferencia significativa entre la HR media mensual nocturna de las dos exposiciones. En Julio que la HR media mensual nocturna fue más alta en la ladera este.

Durante el día la vaguada también ha resultado ser más fría que la ladera este excepto en los meses de Mayo (de 1998 y 1999), Junio y Julio en que la T^a media mensual de la vaguada se situó un poco por encima de la registrada en la ladera este. En Agosto no hubo diferencia significativa entre las temperaturas medias mensuales diurnas de ambas exposiciones. También durante el día la vaguada ha sido más húmeda que la ladera este, excepto en los meses de Junio y Julio en que descendió la HR media mensual diurna de la vaguada registrando un valor que no se diferenció significativamente del registrado en la ladera este.

Globalmente, el talo de *T. lacunosus* situado en la ladera este, ha estado sometido a T^a más altas y humedades relativas más bajas que el talo de vaguada, excepto en los meses de Junio, Julio y Agosto en los que como consecuencia de un aumento de la T^a diurna de la vaguada y un descenso de la HR, tanto diurna como nocturna de la vaguada, no ha habido diferencia significativa entre las T^a y las HR medias mensuales de las dos exposiciones caracterizadas en el desierto. En Mayo de 1998 y 1999 tampoco hubo diferencia significativa entre la T^a media de ambas exposiciones. Todo esto es debido a las diferencias en la inclinación de los rayos solares en las distintas épocas del año, lo cual provoca una mayor o menor recepción de PPFD en cada una de las exposiciones durante las horas de luz dando lugar, a su vez, a un mayor o menor aumento de las T^a y, por tanto, a oscilaciones en la HR.

Las figuras 29 y 30 muestran la evolución de la T^a , HR y PPFD en cada una de las exposiciones estudiadas durante dos días del mes de Diciembre de 1998. Igualmente, las figuras 31 y 32 muestran la misma evolución durante dos días del mes de Julio de 1998. Se puede observar que en invierno, cuando empieza a salir el sol, la PPFD recibida en la ladera este es mucho mayor que la recibida en la vaguada. Esto es debido a alta la inclinación de los rayos solares en esa época. Como consecuencia la T^a de la ladera se incrementa mucho con respecto a la alcanzada en la vaguada. Un poco antes del mediodía, como el sol comienza a ir para el otro lado, la PPFD en ladera este empieza a descender, mientras que en la vaguada se observa un pico de luz a partir de esa hora. Así, alrededor de las 13:00 PM la PPFD es muy similar en las dos exposiciones. Como resultado, la T^a en la ladera este inicia un descenso mientras que en la vaguada es a partir del mediodía cuando se nota un pequeño aumento de la T^a . A partir de las 15:00 PM la T^a de ambas exposiciones se iguala bastante y ya evolucionan paralelamente y muy cercanas entre sí hasta la salida del sol del día siguiente.

Las diferencias encontradas en los valores de HR entre las dos exposiciones estudiadas, se relacionan de forma directa con las diferencias de T^a ya que la HR es la relación entre el vapor de agua que hay en un momento dado y el que existiría en saturación a esa misma T^a . Por ello, dado que en las dos exposiciones en un momento dado existe la misma cantidad de vapor de agua en la atmósfera, si una de las dos presenta mayor T^a , como en ella se admitiría más vapor de agua para alcanzar la saturación, se produce un descenso en la HR registrada. Esto es lo que sucede en la ladera este y vaguada del desierto. La vaguada, excepto en los meses indicados, presenta T^a más bajas tanto durante el día como durante la noche. Como consecuencia la HR de la vaguada es más alta que la de la ladera este. Aunque estas diferencias son más llamativas durante las horas de luz ya que es cuando más diferencia de T^a hay entre las dos exposiciones.

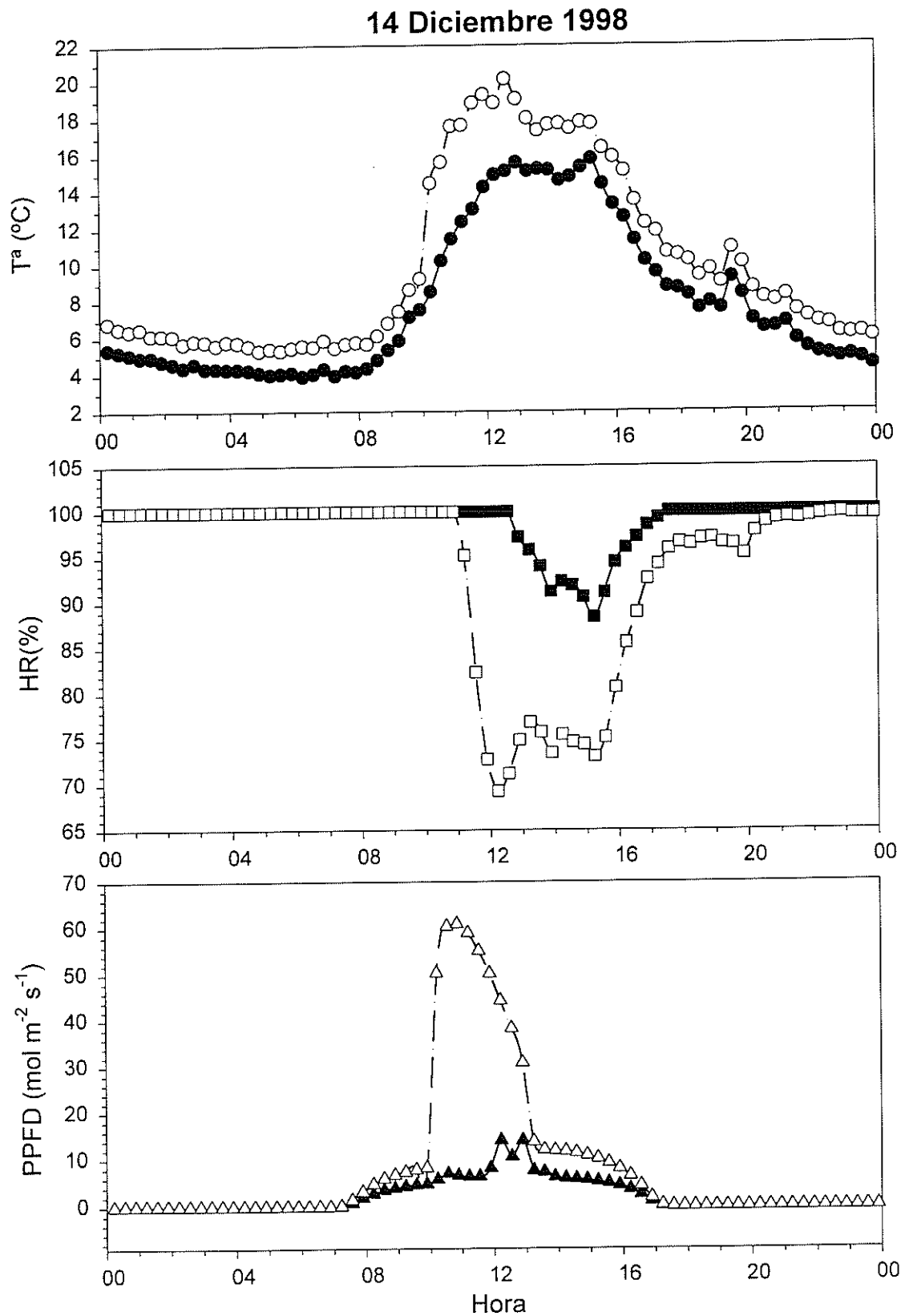
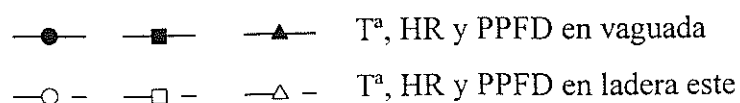


Figura 29. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 14 de Diciembre de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas en el desierto.

Los símbolos utilizados han sido:



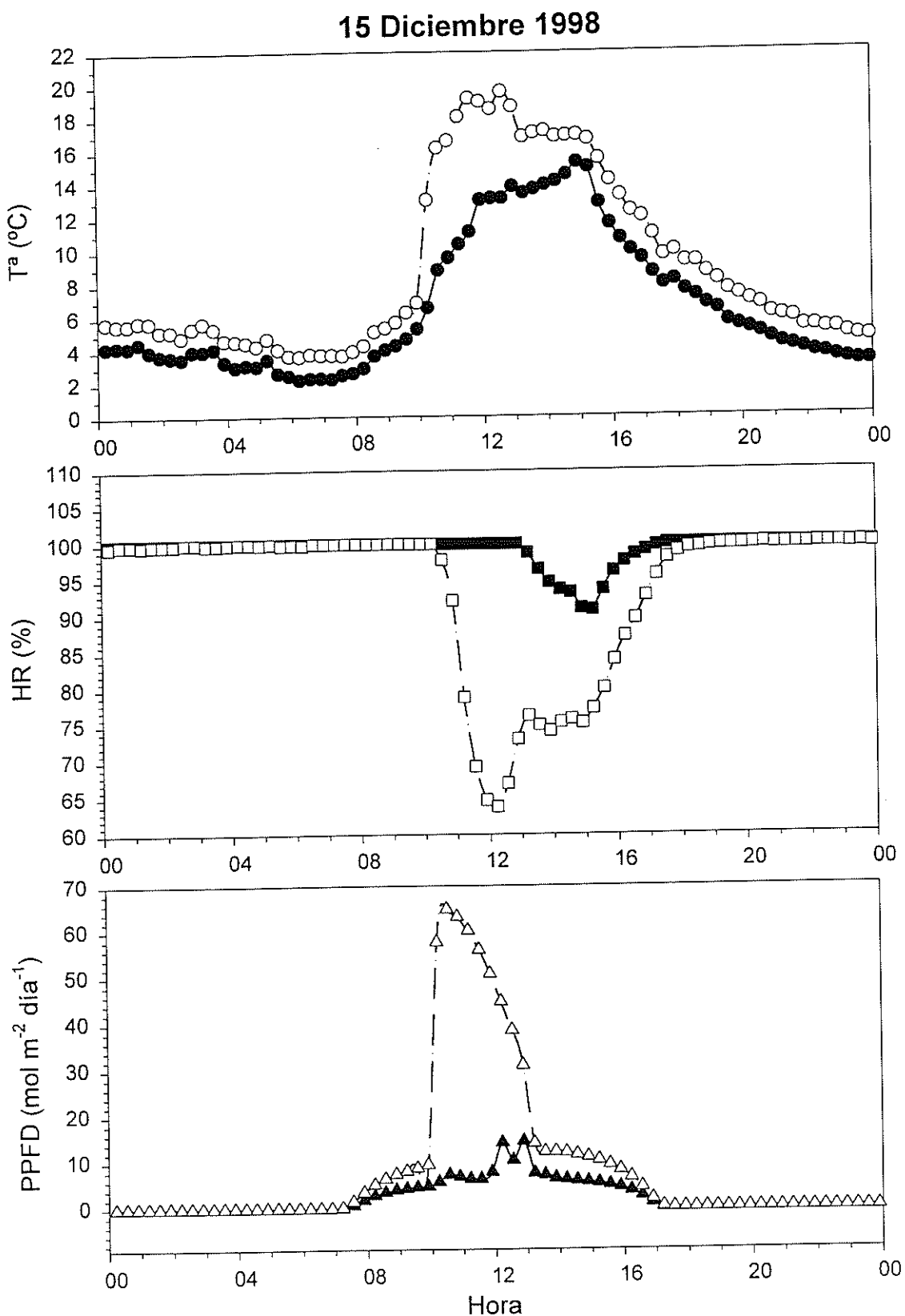
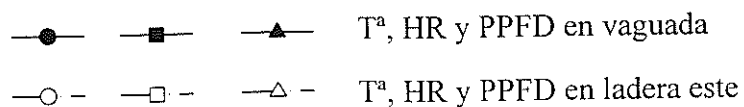


Figura 30. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 15 de Diciembre de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas en el desierto.

Los símbolos utilizados han sido:



Las figuras 31 y 32 muestran que en días de verano, desde la salida del sol hasta un poco antes del mediodía, la ladera este recibe mayor cantidad de PPFD que la vaguada. Sin embargo, dado que en verano los rayos del sol van mucho más perpendiculares a la superficie terrestre que en el invierno, las diferencias de PPFD entre las dos exposiciones antes del mediodía son poco importantes, por lo que las diferencias de T^a entre las dos exposiciones no son significativas. A partir del mediodía es la vaguada la que recibe mayor cantidad de PPFD. Paralelamente, es a partir del mediodía cuando la T^a de la vaguada queda un poco por encima de la de la ladera. El descenso que se observa en la PPFD recibida por la vaguada alrededor de las 14:00 PM posiblemente sea debido a la sombra provocada por alguna de las ramas del matorral cercano al sensor de luz ya que se observa todos los días y no sólo de forma ocasional en los dos días aquí mostrados. Pero esa caída es tan corta que no parece reflejarse en la T^a . A partir de la 17:00 PM se iguala de nuevo la PPFD recibida en ambas exposiciones, igualándose también las T^a que ya van descendiendo paralelamente y sin apenas diferencias entre ellas.

Al aumentar tanto la T^a de la vaguada, llegando a ser incluso superior a la de la ladera este en determinadas horas del día, la HR experimenta un descenso paralelo siendo muy parecida a la registrada en la ladera este - e incluso más baja que la de la ladera este en las horas en las que la T^a es superior a la de la ladera -.

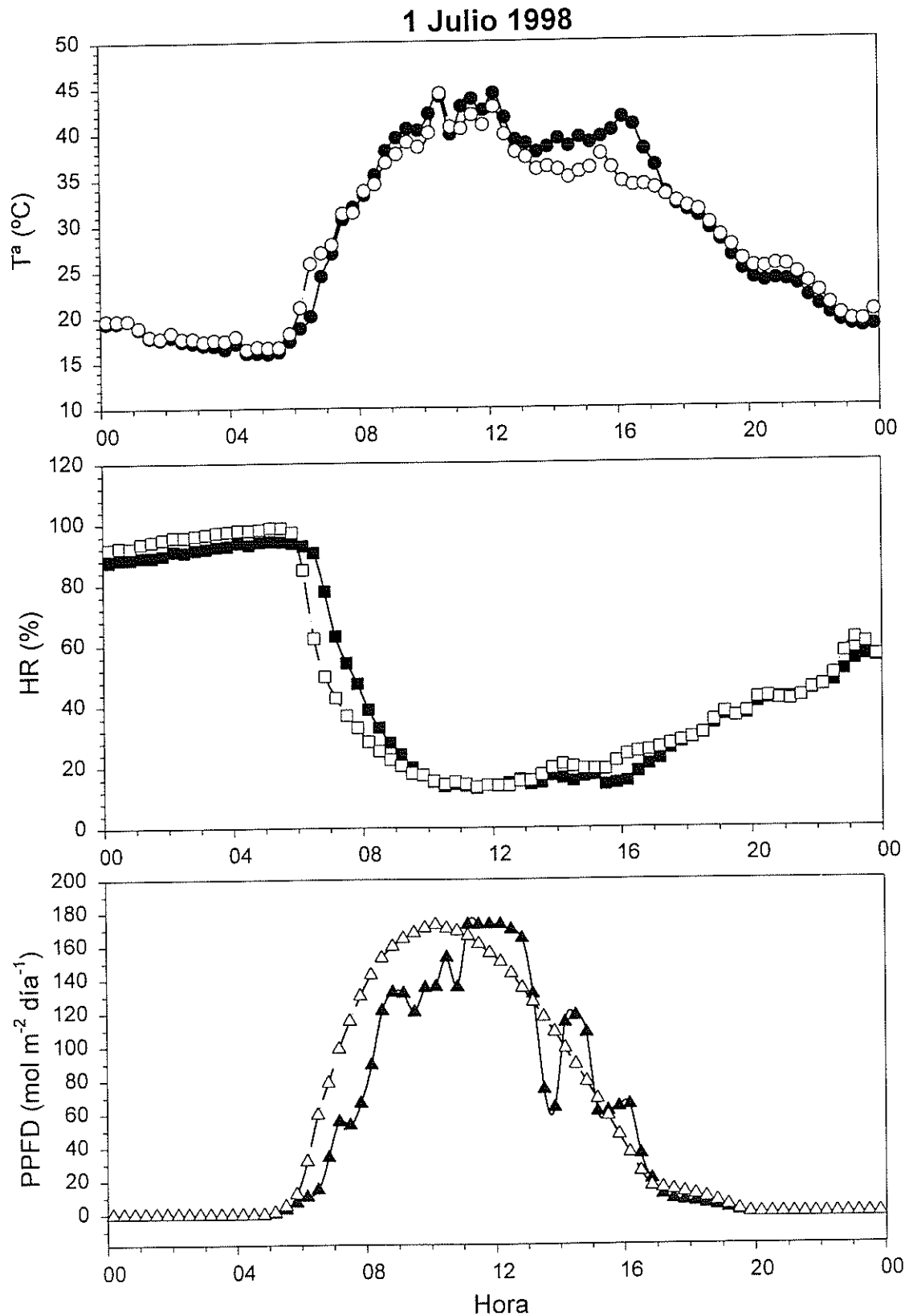


Figura 31. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 1 de Julio de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas en el desierto.
Los símbolos utilizados han sido:

T^a , HR y PPFD en vaguada
 T^a , HR y PPFD en ladera este

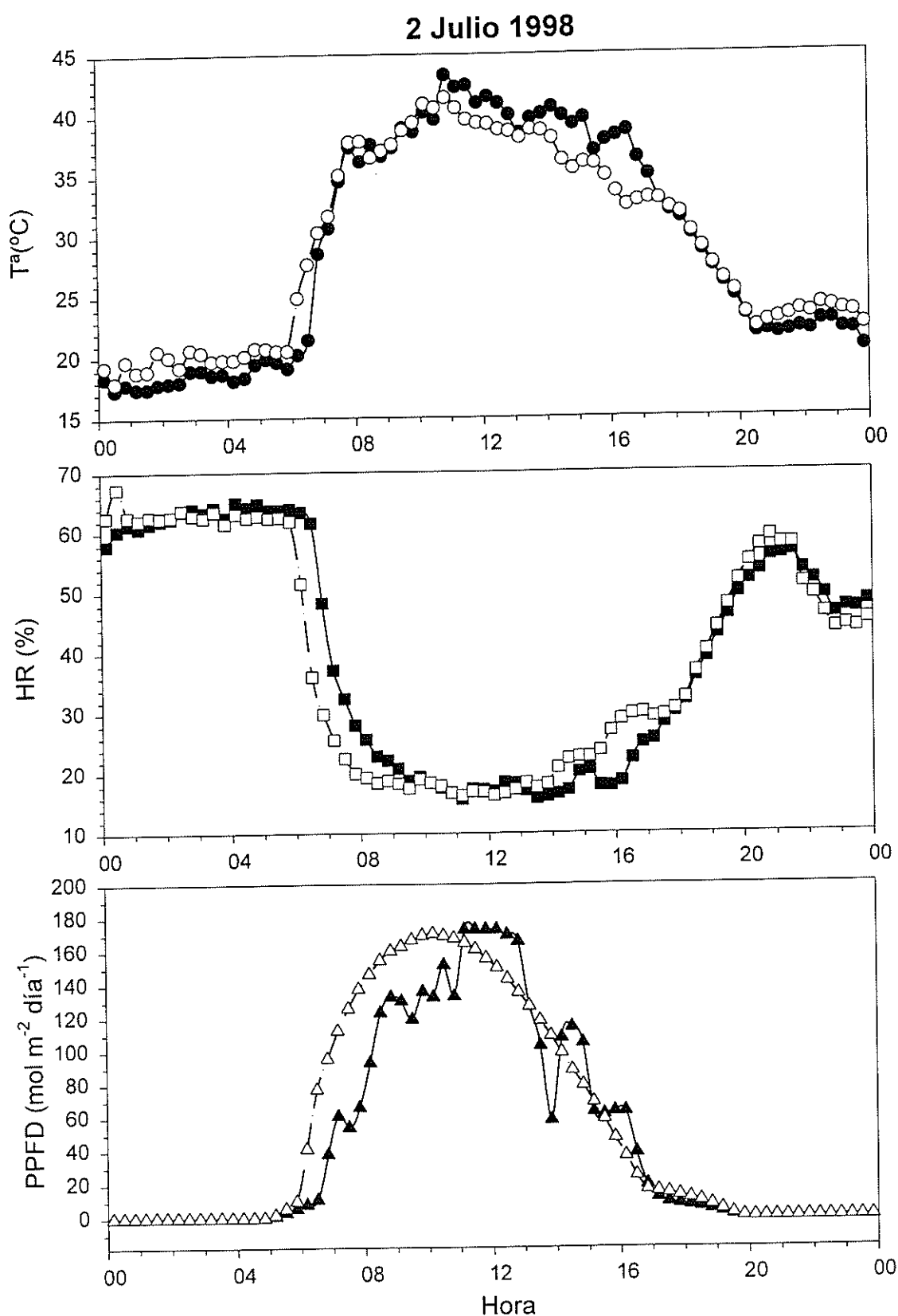


Figura 32. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 2 de Julio de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas en el desierto.
Los símbolos utilizados han sido:

—●— —■— —▲— T^a , HR y PPFD en vaguada

—○— —□— —△— T^a , HR y PPFD en ladera este

- Durante el día, el espolón de la roca estudiada en el Barranco del Sabinar (localidad costera), ha sido más cálido y ha presentado HR media mensual más baja que la exposición noreste de la misma roca en todos los meses estudiados. Durante la noche el espolón ha sido más frío y más húmedo que la cara noreste.

Cuando se consideran conjuntamente los datos diurnos y nocturnos, (es decir todos los datos registrados), el espolón de la roca resulta ser más cálido y más seco (menor HR media mensual), que la exposición noreste. Esto es debido a que durante el día la T^a media del espolón asciende más, respecto a la registrada en la cara noreste, de lo que luego desciende por la noche, respecto a la de la cara noreste. Asimismo, la HR nocturna del espolón asciende menos, con respecto a la de la cara noreste, de lo que luego desciende durante el día. En los meses de Diciembre y Enero en que la T^a diurna del espolón asciende menos que en otros meses con respecto a la T^a de la cara noreste, el descenso nocturno compensa el ascenso diurno y no hay diferencia significativa entre la T^a media mensual de las dos exposiciones de la roca. Además el espolón ha recibido mucha más PPFD que la exposición noreste durante todo el periodo de estudio. Las causas de estas diferencias se pueden explicar a partir de las figuras 33 y 34 que muestran la evolución de la T^a , HR y PPFD registradas en cada una de las exposiciones estudiadas en la roca costera a lo largo de un día de verano y a lo largo de un día de invierno respectivamente.

En la figura 33 se observa que el talo situado en el espolón de la roca registró una temperatura más baja durante la noche. Este mayor enfriamiento del espolón durante la noche posiblemente sea debido a la brisa del mar. Ésta comienza a soplar al atardecer desde el mar hacia la tierra, y el espolón se encuentra más expuesto a ella que la pared noreste, lo cual provoca el enfriamiento del espolón durante la noche. Cuando comienza a amanecer, el espolón comienza a recibir mucha más PPFD que la cara noreste. Ésta sólo recibe un poco de PPFD y justo al amanecer lo cual hace que no pueda calentarse mucho. En cambio el espolón, desde el amanecer, y a medida que transcurre el día va recibiendo mucha mayor cantidad de PPFD que la exposición

noreste, lo cual hace que la T^a del espolón ascienda mucho con respecto a la de la exposición noreste. Al mediodía, el espolón recibe su máxima PPFD (coincidiendo con la máxima temperatura), y a partir de ahí comienza a descender la PPFD registrada, con lo que paralelamente comienza a descender la T^a hasta llegar al atardecer, momento en el que además comienza a soplar de nuevo la brisa marina, con lo que llega un punto en que de nuevo la T^a del espolón cae por debajo de la de la exposición noreste. Es decir, el importante ascenso de la temperatura diurna que experimenta el espolón en verano con respecto a la exposición noreste está causado por las diferencias en la PPFD recibida en cada una de las exposiciones. De nuevo, las diferencias en la HR se relacionan directamente con las diferencias de T^a . Durante la noche el espolón presenta una T^a un poco más baja que la de la exposición noreste y por ello la HR es un poco más alta. Pero es en las horas de luz, cuando asciende de forma llamativa la T^a en el espolón, de forma paralela descende su HR muy por debajo de la registrada en la exposición noreste.

En la figura 34 de nuevo se observa que durante la noche el espolón presenta menor T^a que la exposición noreste, posiblemente debido igual que antes al enfriamiento por la brisa marina. Cuando empieza a amanecer el espolón recibe más PPFD que la exposición noreste, (aunque la diferencia entre ambas exposiciones es mucho menos importante que en verano), pero ahora al tener los rayos del sol mayor inclinación que en verano, la exposición noreste puede recibirlos durante más horas. Por tanto, aunque la cantidad de PPFD recibida por la exposición noreste no es muy elevada, sí tiene lugar durante todo el día permitiendo un mayor calentamiento de los talos de dicha exposición. Esto, junto con el mayor enfriamiento nocturno del espolón hace que éste sólo alcance mayor T^a que la exposición noreste un poco antes del mediodía, coincidiendo con un llamativo ascenso de PPFD en el espolón que no se produce en la exposición noreste. Coincidiendo con esa subida de la T^a del espolón se observa también un descenso de la HR.

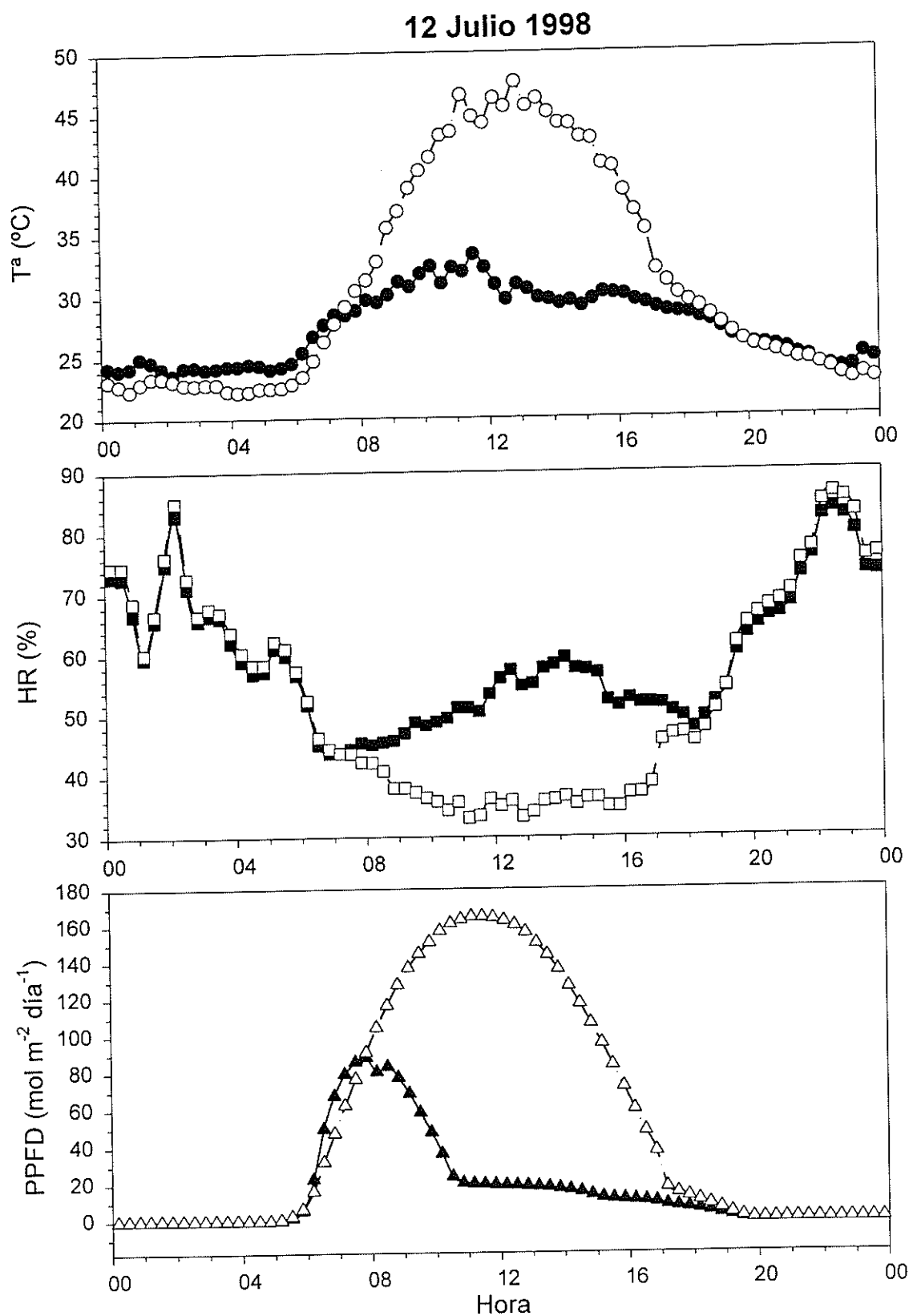


Figura 33. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 12 de Julio de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas en la costa.
Los símbolos utilizados han sido:

T^a , HR y PPFD en exposición noreste
 T^a , HR y PPFD en el espolón

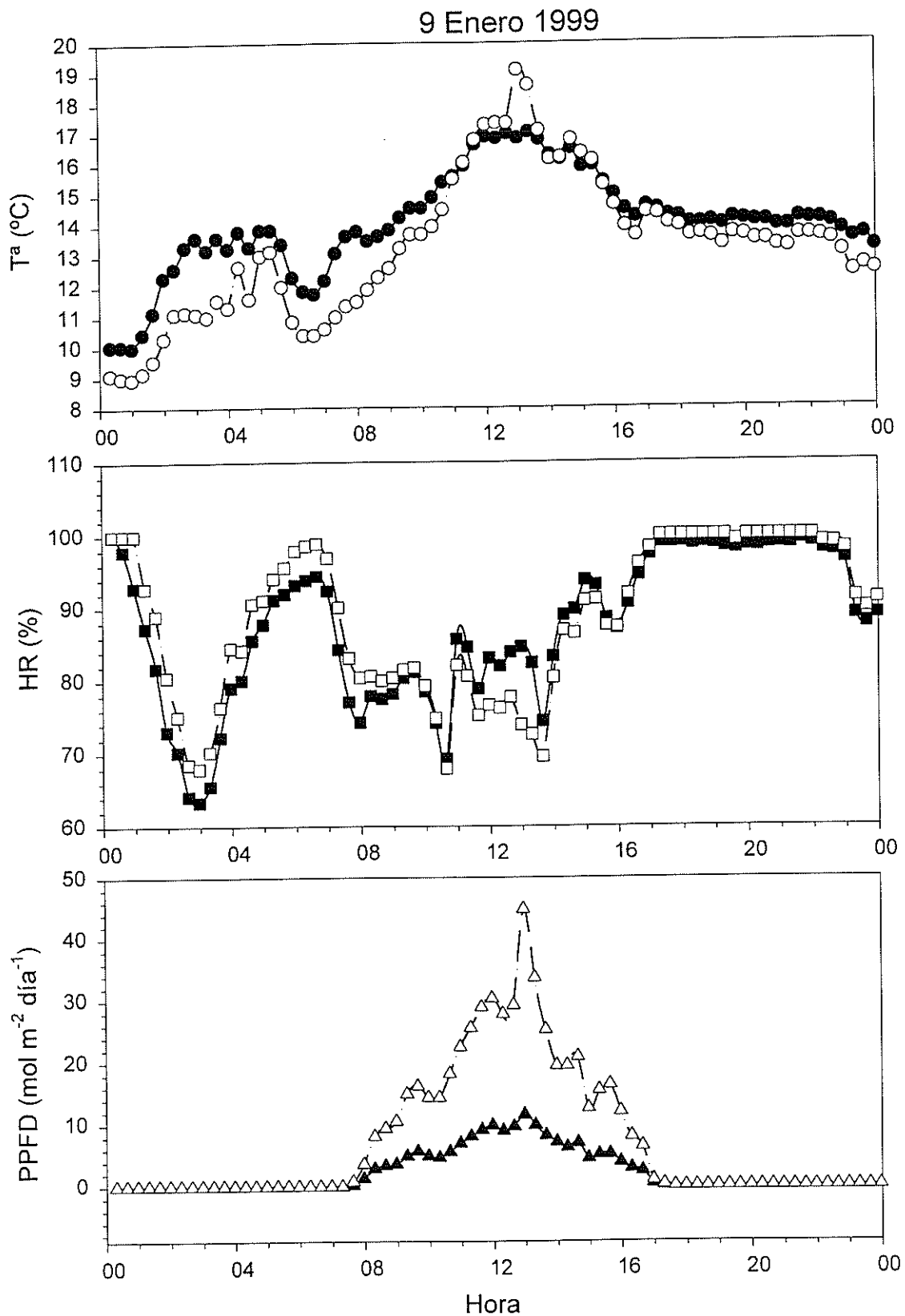


Figura 34. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 9 de Enero de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas en la costa.

Los símbolos utilizados han sido:

- | | | | |
|---|---|---|---|
| ● | ■ | ▲ | T^a , HR y PPFD en exposición noreste |
| ○ | □ | △ | T^a , HR y PPFD en el espolón |

- Las diferencias existentes entre las T^a medias y las HR medias mensuales de las dos exposiciones estudiadas en cada localidad han sido mucho más marcadas durante el día que durante la noche. A su vez, las diferencias entre las T^a medias mensuales diurnas han sido más importantes entre las dos exposiciones de la costa ($3.55^{\circ}\text{C} \pm 1.33$) que entre las dos del desierto ($1.24^{\circ}\text{C} \pm 0.82$). En el desierto las diferencias de T^a media mensual existentes entre las dos exposiciones estudiadas disminuyen hacia finales de la primavera y en verano, como consecuencia del ascenso de las temperaturas medias mensuales diurnas que experimenta la vaguada. Se observa el mismo efecto cuando se estudia la HR, pero esta vez causado por el descenso de la HR en la vaguada. En cambio, en la localidad costera, en primavera y verano asciende mucho la T^a media mensual diurna del espolón con respecto a la alcanzada en la exposición noreste, y como consecuencia, en esos meses se incrementan las diferencias existentes entre la T^a media mensual de estas dos exposiciones. También en estos meses de verano se incrementan un poco las diferencias entre la HR media mensual de las dos exposiciones de la costa, posiblemente como consecuencia del descenso de la HR media mensual diurna que experimenta el espolón. En el invierno disminuyen esas diferencias como consecuencia de un descenso de las T^a del espolón.

- Las diferencias entre la T^a media mensual diurna y nocturna, así como entre la HR media mensual diurna y nocturna son mucho más pequeñas en la exposición noreste que en las otras tres exposiciones estudiadas.

- Los dos talos de *T. lacunosus* estudiados en el desierto presentaron T^a media de las máximas diurnas comprendidas entre 40°C y 45°C en los meses de Junio, Julio y Agosto. Esos mismos meses, el talo de *R. bourgeana* situado en el espolón de la roca costera presentó T^a media de las máximas comprendida entre 45°C y 48°C . En cambio la T^a media de las máximas del talo de *R. bourgeana* con exposición noreste no alcanzó los 40°C en ningún momento del periodo de estudio. El mes de Agosto fue el mes que estuvo más cerca con una T^a media de las máximas de 38°C . Las temperaturas medias de las máximas nocturnas de las cuatro exposiciones estudiadas fueron muy

parecidas en los meses de verano. En los meses de invierno, las T^a medias de las máximas registradas durante el día en el espolón de la roca costera fueron alrededor de 10°C más altas que las registradas en las otras tres exposiciones estudiadas. En cambio, las medias de las máximas registradas durante la noche en esos meses fueron muy similares en las cuatro exposiciones caracterizadas, aunque ligeramente más altas en la costa.

- El estudio de las T^a mínimas absolutas mensuales (tanto si se consideran todos los datos como si se consideran sólo los diurnos), ha mostrado valores por debajo de 0°C en las dos exposiciones estudiadas en el desierto, en los meses de Diciembre, Enero y Febrero de 1999. En las dos exposiciones estudiadas en la costa no se han registrado temperaturas mínimas absolutas inferiores a 0°C . Sin embargo, cuando se consideran las T^a medias de las mínimas ya no se encuentran valores por debajo de 0°C , aunque en los meses indicados las T^a medias de las mínimas nocturnas de las dos exposiciones estudiadas en el desierto oscilaron entre 0.9°C y 3°C . Esos mismos meses, las dos exposiciones de la localidad costera presentaron T^a medias de las mínimas del orden de 6°C - 8°C . También en los meses de invierno, las temperaturas medias de las mínimas diurnas fueron más altas en las dos exposiciones de la costa (7°C - 9°C), que en las dos del desierto (2°C - 4°C). En verano, las temperaturas medias de las mínimas, tanto diurnas como nocturnas, también fueron un poco más altas en las dos exposiciones de la costa.

- La HR media de las máximas, tanto diurna como nocturna, presentó en la vaguada del desierto valores cercanos al 100 % en los meses de Diciembre de 1998, Enero y Marzo de 1999. En el mes de Febrero de 1999 se registró un valor de HR media de las máximas diurnas cercano al 95 %, y de HR media de las máximas nocturnas cercano al 100 %. Asimismo, también en la vaguada, en los meses de Marzo, Mayo, Octubre y Noviembre de 1998 la HR media de las máximas estuvo entre un 90 % y un 95 % tanto durante el día como durante la noche. Además, la HR media de las mínimas nocturnas registrada en la vaguada del desierto en los meses de Diciembre de 1998 y en

Enero de 1999 fue de un 94.1 % y de un 91.6 % respectivamente.

- En la ladera este, los meses de Diciembre y Enero de 1999, la HR media de las máximas nocturnas presentó un valor cercano al 100 %, y en los meses de Mayo, Octubre y Noviembre de 1998, así como en Febrero y Marzo de 1999 se registraron durante la noche HR medias de las máximas de un 90-95 %. Durante el día, sólo en el mes de Diciembre de 1998, la HR media de las máximas fue cercana al 100 %, y sólo en Enero y Marzo de 1999 estuvo entre un 90-95 %. En Diciembre se registró una HR media de las mínimas nocturnas cercana al 90 %.

En la exposición noreste de la roca costera se registraron HR medias de las máximas nocturnas entre el 95 % y el 100 % en todos los meses del periodo comprendido entre Septiembre de 1998 y Marzo de 1999. En esos mismos meses, los valores registrados durante el día, aunque fueron un poco más bajos, estuvieron entre un 93 % y un 96 %. En Abril, Mayo y Junio, durante la noche todavía se encontraron valores de HR media de las máximas cercanos al 90 %. En cambio, la HR media de las mínimas nocturnas fue de un 84 % en Diciembre, mientras que el resto de los meses estuvo por debajo del 80 % excepto Marzo de 1999 que presentó un 84 %.

En el espolón de la roca costera, la HR media de las máximas nocturnas de todos los meses comprendidos en el periodo de estudio, (excepto en Marzo y Agosto de 1998), ha estado por encima del 90 %. Y más concretamente, desde Septiembre de 1998 hasta Marzo de 1999 estos valores estuvieron muy cerca del 100 %. En este mismo periodo, también las HR medias de las máximas diurnas estuvieron cerca del 100 %, excepto en Octubre, Noviembre y Febrero de 1999 en que los valores oscilaron entre un 91 % y un 95 %. La HR media de las mínimas nocturnas fue de un 88 % en Diciembre, y entre los meses de Noviembre de 1998 y Marzo de 1999 la HR media de las mínimas estuvo por encima del 80 %.

- Las diferencias existentes entre la T^a media mensual de las máximas y la T^a

media mensual de las mínimas, (tanto cuando se consideran todos los datos como cuando se consideran sólo los diurnos), han sido mucho más pequeñas en el talo de *R. bourgeana* con exposición noreste de la roca costera que en los talos de las otras exposiciones estudiadas. Es decir, la oscilación térmica a lo largo del día es mucho más pequeña en la exposición noreste de la roca costera que en el espolón de la misma roca o que en la vaguada o la ladera este del desierto. Además, en las cuatro exposiciones estudiadas, (aunque de forma menos marcado en el espolón), estas diferencias aumentan hacia la primavera y el verano y disminuyen después en el otoño e invierno. Cuando se observan las diferencias existentes entre la HR media mensual de las máximas y media de las mínimas se obtienen los mismos resultados indicados para la T^a .

- Durante el día, el talo situado en el espolón de la roca costera ha presentado mayor T^a media mensual que los dos talos de *T. lacunosus* estudiados en el desierto. Esto es lógico puesto que durante las horas del día recibe más PPFD que los talos del desierto, consiguiendo así un mayor ascenso de sus temperaturas (figuras 35, 36 y 37). El talo de *R. bourgeana* de la exposición noreste de la roca también ha presentado mayor T^a media mensual diurna que los dos talos de *T. lacunosus* del desierto, excepto en el periodo comprendido entre los meses de Marzo y Octubre de 1998. En estos meses, la T^a media mensual diurna del talo noreste experimentó un descenso quedando en Marzo y Octubre igualada a la registrada en el talo de ladera este, y por debajo de la registrada en los dos talos del desierto el resto de los meses del periodo indicado. Este descenso de la T^a media mensual diurna del talo noreste es debido a que en esa época la inclinación de los rayos solares sólo permite la llegada de PPFD a la exposición noreste a primeras horas de la mañana, mientras que las dos exposiciones del desierto reciben importantes cantidades de PPFD durante todo el día. Esto favorece un mayor calentamiento diurno de las exposiciones del desierto que el que tiene lugar en la cara noreste de la roca costera (figura 35). Durante el invierno, (figuras 35 y 36) como los rayos del sol van más inclinados, la cara noreste de la roca recibe PPFD durante todo el día, y aunque recibe menor cantidad que la ladera este del desierto, como comienza las horas de luz con mayor T^a , (ya que la T^a nocturna ha sido más alta), consigue alcanzar

una T^a incluso un poco más alta que la de la ladera este y muy por encima de la de vaguada (ya que la vaguada tiene menor T^a nocturna y además recibe una cantidad de PPFD similar a la de la exposición noreste).

La T^a media mensual nocturna ha sido más alta en la costa que en el desierto debido a la presencia del mar que suaviza las T^a nocturnas de la costa.

Globalmente, el espolón de la roca costera ha sido la exposición más cálida, seguida de la cara noreste que también ha sido más cálida que las dos exposiciones estudiadas en el desierto durante todo el periodo de estudio, con excepción de los meses del periodo comprendido entre Marzo y Octubre de 1998. Durante este periodo, la exposición noreste de la roca costera experimentó un descenso de sus temperaturas de forma que, según los meses, se igualó o resultó ser más fría que las dos exposiciones del desierto.

Los resultados obtenidos en el estudio de la T^a muestran la mayor influencia de la exposición que de la localidad sobre las condiciones microclimáticas a las que está sometido el líquen. En principio, en la localidad costera se esperarían temperaturas más elevadas durante la noche y más bajas durante el día que en el desierto. Durante todo el año se han encontrado temperaturas nocturnas más elevadas en las dos exposiciones de la costa que en las dos del desierto. Pero sin embargo, las temperaturas diurnas han sido más elevadas en el espolón de la roca costera que en el desierto. Esto es consecuencia de la alta PPFD que recibe el espolón de la costa, durante todo el día de todos los meses estudiados, en relación a la que recibe cualquiera de las dos exposiciones del desierto.

La exposición noreste de la costa sí ha sido menos cálida durante el día que las exposiciones del desierto en primavera y verano. En cambio, en otoño e invierno, el hecho de tener mayor T^a nocturna que el desierto, unido a la llegada de PPFD durante todo el día, provocó el ascenso de las temperaturas de la exposición noreste de la roca costera quedando por encima de las registradas en el desierto.

Es decir, las condiciones de temperatura del aire existentes en un área, se ven fuertemente modificadas por la radiación que llega a las distintas exposiciones existentes en esa localidad.

- Durante todos los meses comprendidos en el periodo de estudio, la localidad costera ha presentado los valores más altos de HR media mensual diurna, excepto en los meses de Diciembre y Enero en los que la localidad del desierto experimentó un ascenso de la HR diurna de forma que, la vaguada del desierto resultó ser más húmeda que cualquiera de las dos exposiciones estudiadas en la costa. Asimismo, en los dos meses indicados, la ladera este del desierto presentó un valor de HR media mensual diurna similar al de la exposición noreste y superior al del espolón en Diciembre, e inferior al de la cara noreste pero superior al del espolón en Enero. En principio, dado que el espolón de la roca costera ha presentado las T^a medias mensuales diurnas más altas de todo el periodo de estudio, se podría esperar que su HR diurna descendiera por debajo de la registrada en las dos exposiciones estudiadas en el desierto. La figura 35 muestra la evolución de la T^a , HR y PPFD durante un día de verano en las cuatro exposiciones estudiadas. Se puede observar que durante las horas de luz el espolón alcanza las T^a más altas mientras que su HR en vez de ser más baja que la del desierto, es más alta que la registrada en cualquiera de las dos exposiciones del desierto. Esto posiblemente sea debido a la influencia de la brisa marina. Inicialmente cabría esperar que la brisa marina soplara al atardecer cuando la tierra, después de todo el día de recibir los rayos solares, hubiera adquirido mayor T^a que el mar, y que continuara soplando hasta que en un momento de la noche se equilibraran las T^a del mar y de la tierra. Pero dada la alta T^a que se registra en la localidad costera, es muy posible que incluso durante el día llegue brisa del mar cargada de humedad que explique la alta HR del espolón en relación a la que se esperaría si se considera sólo el efecto de la T^a . Es decir, las condiciones de HR de las cuatro exposiciones se han visto más afectadas por la localidad que por la exposición.

Las figuras 36 y 37 muestran la misma evolución que la figura 35 pero en un día de Enero y en un día de Diciembre respectivamente. En el mes de Diciembre, como las T^a son más bajas, es muy posible que durante el día la costa no esté tan influida por la brisa marina como en el caso anterior y por ello hay una relación más directa entre las temperaturas alcanzadas en cada una de las localidades y la HR. El espolón y la exposición noreste son los que alcanzan T^a más altas y a su vez las humedades relativas más bajas. Es decir, en este caso las condiciones de HR vuelven a estar más influenciadas por la exposición que por el macroclima.

Llama la atención el hecho de que aparentemente las condiciones reflejadas en la figura 36 (Enero) son muy similares a las que aparecen en la figura 37 (Diciembre), pero en cambio la HR de la ladera este es mucho más baja durante las horas de luz que la de la exposición noreste de la roca costera. Si se observan las figuras con más detalle se ve que durante la noche, la T^a de la localidad costera no se diferenció mucho entre Diciembre y Enero, mientras que en la localidad del desierto, la T^a nocturna fue más baja en el mes de Enero que en el mes de Diciembre. Además, en Enero, al llegar el día, la exposición noreste de la costa llegó a una T^a incluso un poco más baja que la registrada en Diciembre, mientras que la ladera este registró una T^a diurna un poco más alta que la de Diciembre. La cantidad de vapor de agua que admite la atmósfera en saturación depende de la T^a (a menor T^a menor cantidad de vapor). Por ello la localidad del desierto al tener menor T^a nocturna en Enero admitió menos vapor que en Diciembre, y eso a su vez provocó que una subida de T^a durante el día un poco más alta en Enero, llevara a un descenso mucho más marcado de la HR.

Por tanto, excepto en Diciembre y Enero, la HR diurna parece verse más influenciada por la exposición que por el macroclima de la localidad.

Durante la noche la costa también ha sido más húmeda que el desierto, lo cual es lógico puesto que la costa desde las horas del atardecer y durante parte de la noche recibe la influencia de la brisa marina que viene cargada de humedad. Sólo en los meses

de Marzo y Diciembre de 1998 así como Enero de 1999, al igual que durante el día, se experimentó un ascenso de la HR media mensual nocturna en el desierto de forma que en la vaguada se registró el valor más alto y la exposición noreste de la roca costera registró el valor más bajo. En Febrero y Marzo de 1999 la HR media mensual nocturna de la ladera este del desierto ya volvió a quedar por debajo de la registrada en la costa, pero la vaguada todavía presentó un valor similar al de la cara noreste, (aunque un poco por debajo del registrado en el espolón). Cuando se consideran conjuntamente los datos diurnos y nocturnos se observa que durante el periodo comprendido entre los meses de Abril y Noviembre de 1998 la costa ha sido más húmeda que el desierto, lo cual es debido a la influencia de la brisa marina más que a las temperaturas propias de cada exposición. En el mes de Diciembre se detectó un ascenso de la HR media mensual del desierto de forma que las dos exposiciones estudiadas en esta localidad fueron más húmedas que las de la costa. Es decir, no se detectó la influencia de la brisa marina, pero sí la de las temperaturas de cada exposición. En Enero de 1999 todavía fue más húmeda la vaguada del desierto que las dos exposiciones de la costa que a su vez no se diferenciaron con la ladera este del desierto. Y ya en Febrero y Marzo de 1999 la ladera este volvió a ser más seca que la costa, y la vaguada fue más seca que la exposición noreste de la roca costera pero un poco más húmeda que el espolón, lo cual vuelve a reflejar la influencia de la brisa marina.

Según las épocas y la temperatura del aire se observa una mayor influencia de las condiciones macroclimáticas o de las microclimáticas sobre la HR.

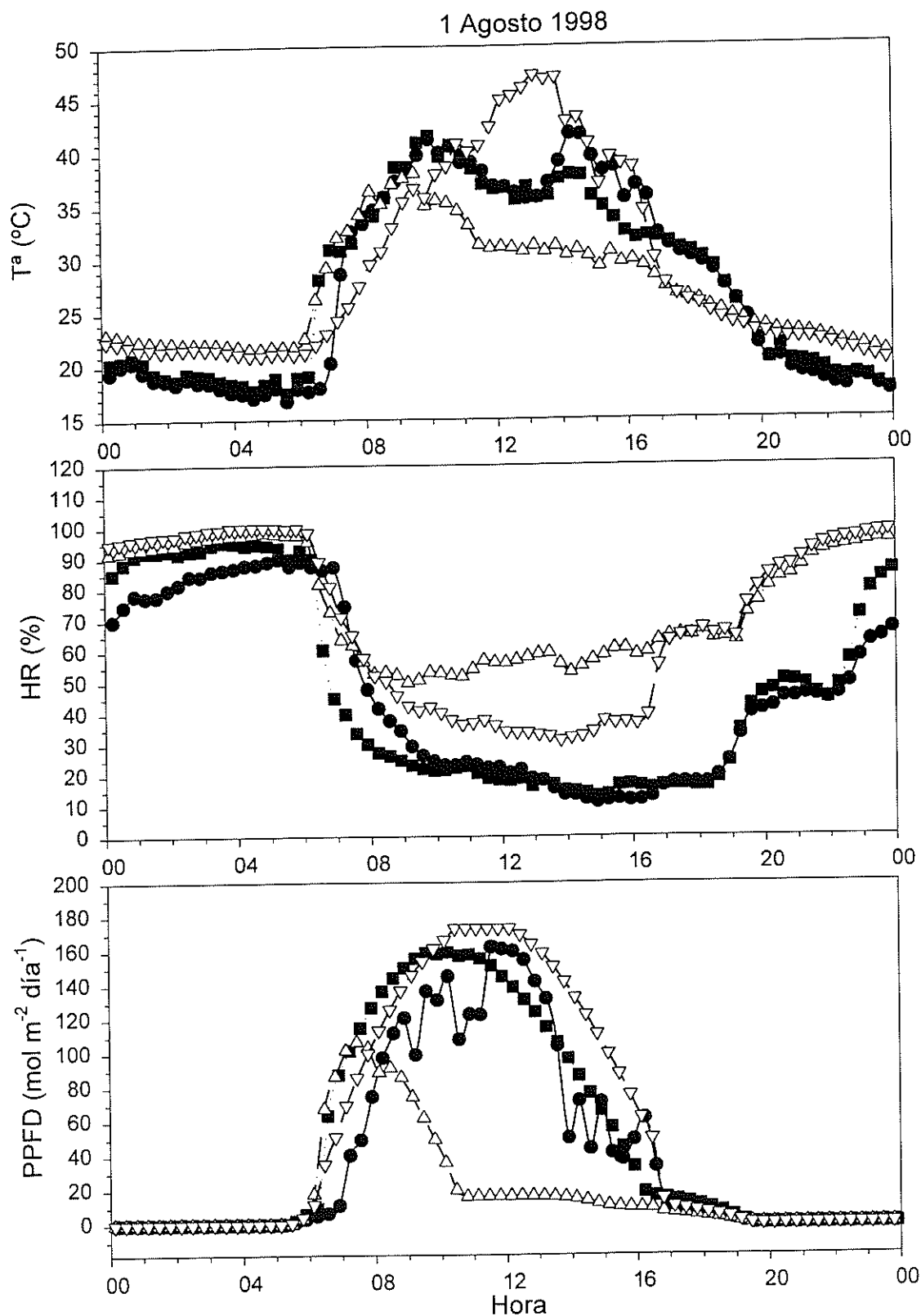


Figura 35. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 1 de Agosto de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas.

Los símbolos utilizados han sido:

- T^a , HR y PPFD en la vaguada del Desierto
- T^a , HR y PPFD en la ladera este del Desierto
- △— T^a , HR y PPFD en la exposición noreste del Barranco del Sabinar
- ▽— T^a , HR y PPFD en el espolón del barranco del Sabinar

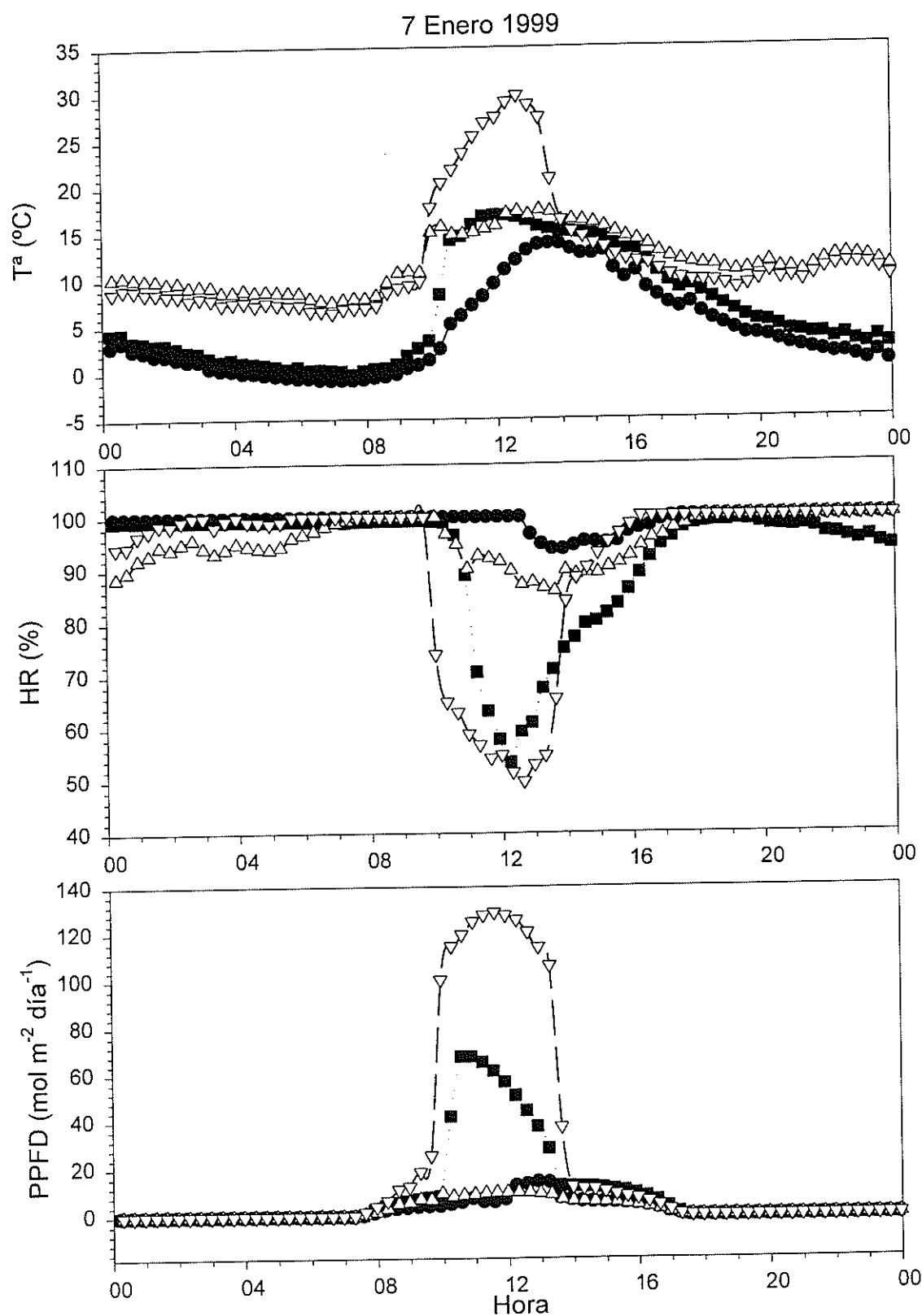


Figura 36. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 7 de Enero de 1999 en cada una de las exposiciones estudiadas.

Los símbolos utilizados han sido:

- T^a , HR y PPFD en la vaguada del Desierto
- T^a , HR y PPFD en la ladera este del Desierto
- △— T^a , HR y PPFD en la exposición noreste del Barranco del Sabinar
- ▽— T^a , HR y PPFD en el espolón del barranco del Sabinar

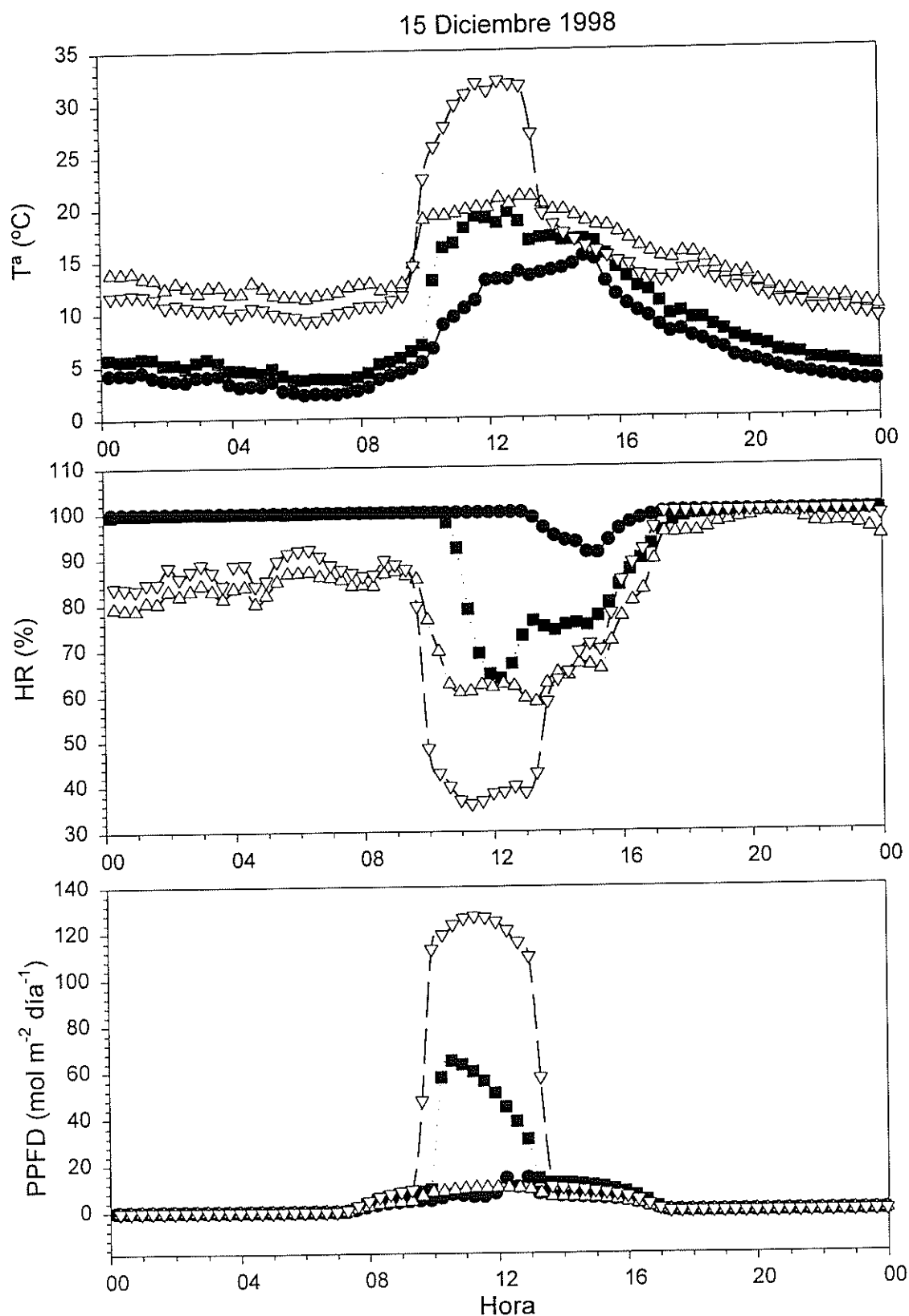


Figura 37. Evolución de la temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) a lo largo del día 15 de Diciembre de 1998 en cada una de las exposiciones estudiadas. Los símbolos utilizados han sido:

- T^a , HR y PPFD en la vaguada del Desierto
- T^a , HR y PPFD en la ladera este del Desierto
- △— T^a , HR y PPFD en la exposición noreste del Barranco del Sabinar
- ▽— T^a , HR y PPFD en el espolón del barranco del Sabinar

- Durante todo el periodo de estudio la PPFD media mensual recibida en la ladera este ha sido mayor que la recibida en la vaguada. A su vez, el espolón de la roca costera ha registrado valores de PPFD media mensual mucho más altos que los registrados en la exposición noreste de la misma roca. En general el espolón de la roca costera es el que ha recibido mayor cantidad de PPFD, seguido de la ladera este del desierto, seguido a su vez de la vaguada y finalmente la cara noreste de la roca costera es la exposición que ha recibido menor cantidad de PPFD. En Noviembre, Diciembre y Enero la cantidad de PPFD recibida en la vaguada apenas se diferenció de la recibida en la cara noreste.

- Las diferencias entre la PPFD media mensual de las dos exposiciones de la costa son más acusadas que entre las dos exposiciones del desierto. En ambas localidades estas diferencias se hacen más pequeñas en Diciembre y Enero y en la localidad de costa se incrementan mucho en los meses de Junio, Julio y Agosto.

- En las cuatro exposiciones estudiadas, tanto en otoño como en invierno se produce un importante descenso en la PPFD registrada con respecto a la PPFD registrada en primavera y verano.

- En primavera y verano la PPFD media mensual registrada en la exposición noreste de la roca costera ha sido mucho más baja que la registrada en cualquiera de las otras tres exposiciones estudiadas. En esta época es cuando se han registrado también en la exposición noreste temperaturas más bajas que en el resto de las exposiciones.

- En las dos exposiciones estudiadas en el desierto, así como en el espolón de la roca costera se registró en el mes de Julio un importante ascenso de la PPFD mínima mensual de la PPFD diaria, de forma que ésta sólo se diferenció en aproximadamente $10 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ del valor de PPFD máxima mensual registrado en ese mismo mes en cada una de las exposiciones indicadas. En cambio, la exposición noreste de la roca costera sólo experimentó un ligero ascenso de la PPFD mínima mensual de la PPFD diaria

acumulada.

*III.- INTERCAMBIO GASEOSO DE CO₂ BAJO
CONDICIONES CONTROLADAS*

III.I.- RESPUESTA DE LA RESPIRACIÓN, FOTOSÍNTESIS NETA Y FOTOSÍNTESIS BRUTA FRENTE AL CONTENIDO HÍDRICO DEL TALO

INTRODUCCIÓN.

Los líquenes como organismos poiquilohídricos carecen de mecanismos que les permitan un control activo de sus procesos de hidratación y deshidratación. Por ello su contenido hídrico está muy influido por el grado de humedad del medio que les rodea, y se puede modificar bastante rápido dependiendo del suplemento de agua y de la tasa de evaporación.

Debido a la naturaleza poiquilohídrica de los líquenes, su actividad metabólica, (fotosíntesis neta, FN, y respiración, R, particularmente), se ve afectada por los cambios en el contenido hídrico del talo (Lange, 1980; Lange et al., 1984a). Ahmadjian (1967) indicó que el agua es considerada el factor ambiental más significativo en la regulación de los procesos fisiológicos de las plantas poiquilohídricas. Igualmente, Lange & Ziegler (1986) indicaron que para un organismo poiquilohídrico el suplemento de agua es el factor limitante de la fotosíntesis más importante.

Los líquenes que se encuentran en estado seco no presentan actividad metabólica. Cuando comienzan a hidratarse se observa un aumento de la FN paralelo al incremento del contenido hídrico del talo hasta un momento en el que se alcanzan las tasas máximas de FN. Este punto se corresponde con el contenido hídrico óptimo del liquen y varía de unos líquenes a otros (Lange, 1980; Lange & Tenhunen, 1981).

La respuesta de la FN frente al contenido hídrico del talo, cuando éste es superior al óptimo presenta variabilidad entre unas especies y otras (Lange & Matthes,

1981), e incluso dentro de una misma especie en función del hábitat en el que se desarrolla (Kershaw, 1972).

Muchos estudios han mostrado que altos contenidos hídricos del talo pueden limitar su captación de CO₂. Jumelle (1892) y Stocker (1927), ya encontraron que talos líquénicos en estado de máxima hidratación mostraban depresión de la FN. Trabajos posteriores realizados en el laboratorio (Lange, 1969; Lange & Tenhunen, 1981; Lange & Tenhunen, 1982; Snelgar et al., 1981a; Coxon et al., 1983; Lange et al., 1996a y b; Lange et al., 1997b; Lange & Green, 1997; Lange et al., 1999a), y en el hábitat natural en el que se desarrollan los líquenes (Lange et al., 1993a; Lange & Green, 1996; Lange et al., 1996b; Lange & Green, 1997), han mostrado la misma respuesta aunque ha habido diferencias en el grado de depresión de la FN.

En cambio, existen especies líquénicas que prácticamente no muestran disminución de su FN para altos contenidos hídricos del talo (Ellée, 1939; Butin, 1954; Lange & Bertsch, 1965; Snelgar et al., 1981a; Coxon et al., 1983; Lange et al., 1993; Lange et al., 1995; Lange et al., 1996b; Thomas et al., 1996; Lange et al., 1997b). En este sentido, distintas investigaciones han descrito la existencia de mecanismos de concentración de carbono (CCM) - que operan como parte del proceso fotosintético de fijación de CO₂ - (Raven et al., 1990; Palmqvist, 1993; Maguas et al., 1993; Palmqvist et al., 1994), de los que se ha indicado que podrían ser particularmente efectivos en la superación de las resistencias a la difusión (Green et al., 1993; Palmqvist, 1995).

Lange (1980) indicó que estas diferencias en el comportamiento de la FN de los líquenes para altos contenidos hídricos del talo, en parte eran debidas a diferencias específicas entre las especies. Pero que los factores ambientales, (la luz y la temperatura), influyen de forma decisiva en la respuesta de la FN frente al contenido hídrico del talo (Lange et al., 1996b; Lange et al., 1998a). Por tanto sugirió que las distintas metodologías utilizadas por los diversos autores, incluyendo los niveles de luz y temperatura a los que se llevaron a cabo los experimentos, podían haber influido en los resultados obtenidos y consecuentemente en la variabilidad de respuesta encontrada.

Sin embargo, Lange et al. (1993a, 1995, 1999a) estudiaron de forma simultánea el comportamiento de la FN frente al contenido hídrico de los talos en varias especies liquénicas y encontraron distintas respuestas de la FN frente a altos contenidos hídricos de los talos.

Por tanto, en general se puede considerar que tanto la escasez como un exceso de agua en el talo liquénico pueden limitar su actividad metabólica, si bien el grado de depresión de la FN en talos muy hidratados varía mucho de unas especies a otras.

En general los distintos autores están de acuerdo en que el descenso de la FN en talos con bajo contenido hídrico es debido a que las reacciones bioquímicas se ven limitadas por el descenso en el potencial hídrico del mismo (Bewley, 1979). En cambio, existen discrepancias acerca de las causas que provocan la depresión de la FN cuando los talos se encuentran muy hidratados.

Los trabajos realizados por diversos autores han indicado que la depresión de la FN que se manifiesta en los talos saturados puede deberse a dos causas:

- La presencia de resistencias físicas a la difusión del CO_2 entre el exterior y los lugares donde tiene lugar la carboxilación (Stocker, 1927; Lange, 1980; Lange & Tenhunen, 1981; Snelgar et al., 1981a; Coxon et al., 1983; Lange et al., 1995; Lange & Green, 1997; Lange et al., 1999a), pero que la capacidad de carboxilación del liquen no se ve afectada por un alto contenido hídrico (Lange & Tenhunen, 1981; Lange et al., 1993a; Lange et al., 1995; Lange et al., 1996a;).

- Un incremento de la respiración que, tanto si es reutilizado por el alga - reciclaje interno de CO_2 - como si no lo es, provoca una disminución de la FN.

Stocker (1927) ya indicó que la depresión de la FN observada en talos muy hidratados era causada por una disminución en el suministro de CO_2 a los lugares de carboxilación, como consecuencia del incremento en las resistencias físicas a la difusión del CO_2 . Se sugirió que este incremento en las resistencias a la difusión del CO_2 es

debido a un estrechamiento de las vías por las que éste circula dentro del liquen como consecuencia de la presencia de agua en ellas y/o de que se hinchan las paredes celulares, así como a la presencia de capas de agua superficiales (Snelgar et al, 1981a; Coxon et al., 1983; Valladares et al., 1998). Dado que el CO_2 difunde 10^4 veces más lentamente en agua que en aire (Palmqvist, 1995), el encharcamiento de las vías de difusión del CO_2 incrementa las resistencias a la llegada del mismo hasta el centro activo donde tiene lugar la carboxilación.

Esta conclusión se vio apoyada en el hecho de que la depresión de la FN en el talo saturado depende de la temperatura. Diversos trabajos han mostrado que la depresión de la FN en el talo saturado aumenta al aumentar la temperatura. Esto se debe a que un incremento de la temperatura provoca un incremento de la tasa respiratoria, - y por tanto de la demanda fotosintética de CO_2 para alcanzar el punto de compensación -, y una disminución de la solubilidad del CO_2 en agua (Lange, 1980; Lange & Ziegler, 1986; Lange et al., 1997b).

Snelgar et al. (1981a), estudiaron en distintas especies la respuesta de la FN y de la respiración frente al contenido hídrico del talo y calcularon paralelamente la variación de las resistencias totales a la difusión del CO_2 en relación al contenido hídrico del talo. Encontraron que la resistencia total a la difusión del CO_2 sufrió importantes modificaciones en función del contenido hídrico del talo en todas las especies estudiadas, aunque todas ellas tuvieron tres fases comunes. Altas resistencias para contenidos hídricos bajos, bajas resistencias en un rango intermedio de contenido hídrico y un incremento en la resistencia para altos contenidos hídricos. Además, encontraron una buena correlación entre el mayor o menor grado de depresión de la FN que presentaron las distintas especies en el talo saturado con el grado de resistencia a la difusión medido en cada una de ellas.

Igualmente, la idea de que la depresión de la FN en el talo saturado era causada por un incremento en las resistencias a la difusión del CO_2 , se corroboró a partir de los resultados obtenidos en diversos experimentos en los que se estudió la relación entre el contenido hídrico del talo y la fotosíntesis neta con distintos niveles ambientales de CO_2 . En todos estos trabajos se ha visto que para altos contenidos hídricos del talo, al ir

aumentando la concentración externa de CO₂ se fue superando la depresión. En muchos de los experimentos, para una concentración externa de CO₂ de 1600 ppm no se observó depresión de la FN para altos contenidos hídricos en especies como *R. maciformis* del Desierto del Negev que sí la presenta a concentraciones ambientales de CO₂. Esto demostró que la capacidad de carboxilación del alga no se ve afectada por altos contenidos de agua líquida en el talo, y que por tanto la depresión es causada por resistencias a la difusión (Green & Snelgar, 1981; Lange & Tenhunen, 1981; Lange & Tenhunen, 1982; Lange et al., 1984; Lange et al., 1995; Lange et al., 1996a; Lange & Green, 1997; Lange et al., 1997b; Lange et al., 1998a; Lange et al., 1999a).

Diversos trabajos de fluorescencia, llevados a cabo tanto en líquenes con algas verdes como en líquenes con cianofíceas, han demostrado también que la actividad fotosintética potencial del fotobionte permanece en su estado óptimo incluso para un alto contenido hídrico del talo en el que se observa una marcada depresión de la FN. En todos ellos se ha observado que la capacidad máxima aparente de fijación de CO₂ del fotobionte ha permanecido inalterada en el talo saturado con respecto al talo con un contenido hídrico óptimo (Lange et al., 1989; Schroeter et al., 1992; Lange et al., 1997b; Lange et al., 1998a).

Si bien, el hecho de que la capacidad de carboxilación del alga no se ve afectada por nivel de hidratación del talo, también se relaciona con la explicación de algunos autores de que la depresión de la FN en el talo saturado es debida a un incremento de la respiración.

En los distintos estudios realizados sobre el comportamiento de la respiración frente al contenido hídrico del talo se han encontrado dos tipos de respuesta (Green et al., 1985). Una de ellas es aquella en la que la tasa respiratoria del líquen va aumentando a medida que el talo se hidrata, hasta un punto en el que se hace constante aunque siga aumentando el nivel de hidratación (Ried, 1960; Lange, 1969). La otra respuesta encontrada es aquella en la que se observa un incremento continuado de la respiración a medida que aumenta el contenido hídrico del talo como en especies de *Peltigera* (Kershaw, 1977a y b).

En ambos casos para altos contenidos hídricos las tasas respiratorias son máximas. Esto podría tener dos efectos:

- Que la respiración sea tan alta en el talo saturado, que aunque la FB del alga no se vea alterada, la FN sufra un descenso aparente. Es decir puede ocurrir que el descenso observado en la captación de CO₂ realmente no refleje una depresión de la actividad fotosintética (Lange et al., 1993a).

En este sentido Sancho et al. (2000), defienden que la fuerte depresión de la FN encontrada en el liquen *Aspicilia fruticulosa* para un alto contenido hídrico del liquen no es debida a un incremento en las resistencias a la difusión del CO₂, sino a un importante incremento de la respiración. En este liquen la FB se mantuvo constante desde el contenido hídrico óptimo hasta la saturación del talo. Sin embargo la respiración aumentó mucho con el contenido hídrico del talo provocando un descenso de la FN del liquen.

- Algunos autores (Honegger, 1991, 1992; Honegger & Peter, 1994), defienden la idea de que el descenso en la FN para altos contenidos hídricos del talo es debido a que el CO₂ procedente de la respiración es de nuevo fijado por el alga, (reciclaje interno de CO₂). Al aumentar el contenido hídrico aumenta la respiración del talo de forma que el CO₂ liberado al interior del talo es inmediatamente reutilizado por el alga provocando un descenso de la FN medida. Esta sugerencia se basa en la idea de que en el talo saturado, la estructura de los líquenes da lugar a una distribución de las resistencias a la difusión del CO₂ tal que en la capa medular hay una baja resistencia, mientras que en las capas corticales que rodean a la capa medular es donde se localizan las mayores resistencias a la difusión. Es decir, el interior del liquen que permite la difusión del CO₂, queda aislado del exterior por las capas corticales que presentan una alta resistencia a la entrada del CO₂ del medio. Como consecuencia el CO₂ que se encuentra en el interior del talo procedente de la respiración, es reutilizado por el alga al menos en parte (Honegger & Peter, 1994). Al igual que en el caso anterior, si esto ocurre, aunque la FN descienda para altos contenidos hídricos del talo, la FB del alga no se vería alterada. A través de la teoría del reciclaje interno de CO₂ explican el hecho de que algunas especies que carecen de

un cortex inferior compacto como las del género *Peltigera* y como *T. lacunosus* presenten una depresión de la FN para altos contenidos hídricos.

En este sentido Snelgar et al (1981b), encontraron que en los líquenes de la familia Stictaceae las resistencias a la difusión del CO₂ se localizan a nivel de las cifelas y pseudocifelas y de las capas corticales, mientras que la resistencia interna medular a la difusión resultó ser muy baja. Esta distribución de las resistencias a la difusión refuerzan el reciclaje del CO₂ respirado o fotorespirado dentro del talo liquénico.

Sin embargo, Lange et al. (1996a) utilizaron de forma conjunta sistemas de intercambio gaseoso y de fluorescencia para estudiar en *Peltigera neckeri* y en *Peltigera leucophlebia* la respuesta de la FN, de la respiración, de la capacidad máxima aparente de fijación de CO₂, y de la tasa relativa de transporte de electrones (ETR), frente al contenido hídrico del talo. El cálculo del ETR lo correlacionaron con la fotosíntesis bruta, por lo que también obtuvieron la respuesta de la FB frente al contenido hídrico del talo. Encontraron que para un alto contenido hídrico el sistema fotosintético presentaba su potencial máximo, (es decir se encontró el mismo valor de capacidad máxima aparente de fijación de CO₂ que para un contenido hídrico óptimo). Pero en cambio detectaron un descenso del ETR y de la FB para altos contenidos hídricos del talo. Estos resultados demostraron que no hay una limitación de la capacidad fotosintética para altos contenidos hídricos, pero tampoco un reciclaje interno del CO₂ procedente de la respiración, ya que si éste existiera no se habría observado el descenso en el ETR ni en la FB. Por tanto la depresión de la FN observada en esas dos especies para altos contenidos hídricos no es aparente y causada por un incremento de la respiración y un posible reciclaje del CO₂, sino por una reducción en el suplemento del CO₂ al fotobionte causada por resistencias a la difusión.

Se han realizado varios trabajos en los que se ha tratado de determinar la distribución de las resistencias a la difusión en el talo liquénico, (Snelgar et al., 1981a y b), e incluso se han cuantificado estas resistencias internas al transporte de CO₂ en distintas zonas del liquen (Snelgar et al., 1981 b; Cowan et al., 1992).

Parece existir bastante acuerdo en cuanto a la presencia de importantes resistencias a la difusión del CO₂ a nivel de las capas corticales de los líquenes altamente hidratados, así como debidas a la existencia de capas de agua superficiales. Stocker (1927) indicó que la depresión de la FN en el talo saturado es consecuencia de la restricción a la difusión del CO₂ debida al llenado con agua del sistema capilar del córtex. Scott (1960) y Hill (1976) sugirieron que las capas corticales limitaban la difusión del CO₂ en el talo liquénico. Lange & Tenhunen, en 1981 indicaron la presencia de un film de agua superficial rodeando al talo cuando este se encuentra muy hidratado. Coxon et al. (1983) apoyaron que la alta resistencia a la difusión del CO₂ estaba causada por la presencia de una capa de agua superficial, así como por la acumulación de agua en los espacios de los capilares. Green et al. (1985), también estuvieron de acuerdo en que la presencia de capas de agua superficiales en talos de líquenes de la familia Stictaceae incrementaban la resistencia a la difusión del CO₂. Cowan et al. (1992), sugirieron que en el talo altamente hidratado de *R. maciformis* la mayor resistencia a la difusión del CO₂ se localizó a nivel de las capas corticales, debido a que los poros son largos y estrechos, junto con el hinchamiento de las hifas y de los poros en su totalidad así como junto con el bloqueo de los poros con agua libre extracelular. Indicaron también que los intersticios celulares en capa algal y medular (mucho mayores que las corticales), probablemente permanecen llenos de aire. Lange et al. (1993a) explicaron el comportamiento encontrado en los líquenes que ellos clasificaron como tipo D, como una consecuencia del desarrollo de una capa de agua superficial que envuelve al talo liquénico restringiendo mucho la tasa de transporte de CO₂. Lange et al. (1996b) indicaron que en *Peltigera aphthosa* y en *Peltigera malacea* las resistencias a la difusión se encontraban probablemente en el córtex superior y en la porción externa de la cara inferior del talo, pero que no se observaban capas de agua superficiales en el interior del talo.

En cambio, existe un importante debate entre los distintos autores en cuanto a la acumulación de agua en el interior del talo liquénico, y más concretamente a nivel de la médula.

Inicialmente Cowan et al. (1992) indicaron que los intersticios celulares de capa algal y medular - mucho mayores que los corticales - del liquen *R. maciformis*

probablemente permanecen llenos de aire incluso en el talo saturado. Snelgar et al. (1981 b) indicaron también que la médula de *Sticta. latifrons* parece que permanece libre de agua (o llena de aire), incluso tras haber sumergido al líquen en agua.

Recientemente se ha desarrollado dentro de las técnicas de microscopía electrónica, la técnica de microscopía electrónica de barrido a baja temperatura (LTSEM). Ésta ha demostrado ser muy adecuada para la observación del agua en el interior de las distintas zonas del talo líquénico, ya que el método de preparación de las muestras no altera el contenido hídrico de las mismas como ocurre con la microscopía electrónica de barrido o de transmisión convencional (Brown et al., 1987; Honegger & Peter, 1994; Scheidegger, 1994, Honegger & Hugelshofer, 2000). Esta técnica ha sido ya aplicada con el fin de determinar los lugares en que se almacena el agua dentro del talo y por tanto se localizan las barreras a la difusión del CO₂. Los resultados obtenidos han presentado diferencias entre los distintos autores. Así, Honegger (1993), Honegger & Peter (1994), Scheidegger (1994), Scheidegger et al. (1995), Honegger et al. (1996), Honegger & Hugelshofer(2000), entre otros, indican que en líquenes heterómeros, bajo condiciones de saturación, el agua está siempre confinada al simplasto y apoplasto de las células del micobionte y fotobionte, pero nunca libre en los espacios intercelulares de la médula y capa algal.

Estos trabajos por tanto indican que en el talo suprasaturado la principal barrera a la difusión del CO₂ estaría localizada a nivel del córtex. Pero esto no está del todo claro ya que por ejemplo Honegger & Peter (1994) han observado que las especies de *Peltigera* no tienen un córtex muy aglutinado y que la médula no almacena mucha agua. Por ello, a pesar de que presentan una fuerte depresión de la FN para altos contenidos hídricos (Kershaw, 1977a y b; Lange & Matthes, 1981) no es muy obvia cuál es la causa de la depresión y en que punto se localiza la barrera frente a dicha difusión. Aunque Honegger & Peter (1994) explicaron la depresión de la FN en talos saturados de especies de *Peltigera* que no tienen un córtex inferior compacto como una consecuencia del reciclaje del CO₂ procedente de los procesos respiratorios.

También se ha sugerido que los espacios intercelulares de la médula y capa algal quedan protegidos de la acumulación de agua libre en ellos gracias a la naturaleza hidrófoba de la superficie de las hifas medulares (Honegger, 1991, 1992; Scheidegger et al., 1995). Aunque todavía no se conoce con detalle la naturaleza química de esta superficie hidrófoba, Honegger & Hugelshofer (2000) indicaron que es debida a dos componentes: 1) a la presencia de metabolitos secundarios cristalizados e incrustados en las paredes de las células de hongos y algas, que por su naturaleza hidrófoba evitan la presencia de agua en los espacios intercelulares de la médula cuando el talo se encuentra saturado de agua (Goebel, 1926; Green et al., 1985; Honegger, 1991; Armaleo, 1993; Honegger et al., 1996). Incluso se ha señalado que las hifas que se encuentran en los alrededores de las pseudocifelas también están incrustadas con este tipo de sustancias con el fin de dejar una vía de difusión de CO₂ libre de agua entre las pseudocifelas y el fotobionte (Green et al., 1985; Sancho et al., 2000). Sin embargo Lange et al. (1997a), seleccionaron la especie líquénica *Diploschistes muscorum*, caracterizada por no presentar depresión de la FN para altos contenidos hídricos del talo. Extrajeron las sustancias líquénicas del talo siguiendo el método de Solhaug and Gauslaa (1996), que extrae las sustancias líquénicas de talos secos sin afectar a la vitalidad del liquen, y observaron que el liquen seguía sin presentar descenso de la FN en el talo saturado. Lo cual indicó, que al menos en esta especie, las sustancias líquénicas hidrófobas no son las responsables de la ausencia de depresión fotosintética para altos contenidos hídricos. Lange et al. (1999a) basándose en su trabajo de 1997a y en resultados no publicados de Johnstone & Green, volvieron a indicar que las sustancias líquénicas parecen no estar relacionadas con la distribución de las vías para la difusión del CO₂ en el talo ni con la acumulación de agua en el talo. 2) Indicaron que el otro componente responsable de la hidrofobicidad de las hifas medulares es una delgada capa superficial de naturaleza proteica hidrófoba que incluso se extiende por la pared del fotobionte (Honegger, 1984, 1991, 1992, 1997, 1998; Scheidegger et al., 1995; Honegger et al., 1996). Honegger & Hugelshofer (2000) indicaron que posiblemente en el experimento realizado por Lange y colaboradores en 1997 no se eliminó el material hidrófobo de la superficie de las paredes de las células, de tal forma que los canales a través de los que se realiza el intercambio gaseoso permanecieron abiertos después de eliminar los cristales de metabolitos secundarios.

En contraposición con los estudios que indican que los espacios intercelulares de la médula permanecen libres de agua, en algunos trabajos (Bachmann, 1923; Jahns, 1984) se indicó que la médula se encontraba llena de agua en el talo saturado. Asimismo, Scheidegger (1994) y Valladares et al (1998), mediante la utilización de la técnica de LTSEM, han encontrado agua libre en la médula de los talos saturados de *Cetraria islandica* y de algunas especies de los géneros *Lasallia* y *Umbilicaria*.

Se puede observar por tanto que las distintas investigaciones realizadas han dado lugar a resultados muy diversos, e incluso a veces contrapuestos. Si bien, hay que tener en cuenta que las características morfológicas y anatómicas de los líquenes influyen de forma importante sobre las relaciones hídricas del liquen y sobre la acumulación de agua en el talo (Larson & Kershaw, 1976; Larson, 1979, 1981). Por ello las diferencias estructurales existentes entre las distintas especies pueden determinar una distinta localización del agua en el interior del talo liquénico. Esto podría explicar, al menos en parte, la variabilidad encontrada en el comportamiento de la FN frente al contenido hídrico del talo, y más concretamente en el talo saturado, en las distintas especies estudiadas (Lange & Green, 1997; Lange et al., 1999a). Ried (1960) ya indicó que el mayor o menor grado de depresión de la FN frente a un alto contenido hídrico es una característica que depende de la estructura del talo liquénico.

Existen algunos estudios que relacionan de forma directa las características estructurales de los líquenes con la localización del agua en el talo saturado y el grado de depresión observado. Snelgar et al. (1981a), relacionaron la marcada depresión de la FN en el talo saturado de *Pseudocyphellaria homeophylla* y de *Sticta latiformis* con una importante acumulación de agua en la superficie inferior tomentosa, (que es el lugar donde se encuentran las cifelas a través de las cuales se produce el intercambio gaseoso del liquen como indicaron Green et al. en 1982). Asimismo indicaron que la moderada depresión de *P. colensoi* y *P. billardierii* que se relacionaba con una cara inferior libre de tomentos y por tanto con menor acumulación de agua líquida. Sugirieron también que *P. amphisticta* no presentó depresión de la FN para altos contenidos hídricos ya que aunque tiene una superficie inferior muy tomentosa, el intercambio gaseoso tiene lugar a través de las pseudocifelas de la cara superior (Green et al., 1982), y por tanto una acumulación de

agua en la cara inferior tomentosa no incrementa las resistencias a la difusión. Por último, relacionaron el pequeño incremento de la resistencia a la difusión del CO₂ de *P. dolichorhiza* con la ausencia de córtex inferior, la falta de tomentos, una estructura medular muy abierta, el pequeño grosor del talo y el delgado córtex superior.

Green et al. estudiaron en 1985 varias especies pertenecientes a los géneros *Pseudocyphellaria* y *Sticta* con el fin de determinar las vías de difusión del CO₂ en estas especies. De acuerdo con estudios previos (Rundel, 1979; Green et al, 1981, 1982), indicaron que las cifelas y pseudocifelas son las vías principales de intercambio de CO₂, y además las interpretaron como adaptaciones anatómicas especiales para mantener el flujo de CO₂ en el talo hidratado (Green & Snelgar, 1981; Snelgar et al., 1981b). Posteriormente se consideró que las vías de difusión del CO₂ de la médula, que mantienen el suplemento del mismo al fotobionte, quedaban protegidas del encharcamiento con agua líquida por la presencia de sustancias liquénicas hidrófobas (Honegger, 1991).

Asimismo, Sancho et al. (2000) encontraron una relación bastante clara entre la anatomía del talo de *Aspicilia fruticulosa*, el almacenamiento del agua en el talo y el comportamiento del intercambio gaseoso de CO₂ frente al contenido hídrico. Este líquen se caracteriza por la presencia de pseudocifelas, bajo las cuales aparece una médula aracnoidal donde se concentran principalmente las células algales. Las hifas medulares se encuentran cubiertas de cristales de oxalato cálcico y/o de sustancias liquénicas que podrían contribuir al mantenimiento de la estructura espacial del área que se encuentra bajo la pseudocifela. Esta cámara localizada bajo la pseudocifela permanece llena de aire incluso para altos contenidos hídricos del talo previniendo así las resistencias a la difusión para el transporte de CO₂ desde la atmósfera hasta los lugares donde se produce la carboxilación. Así explica que no se observe depresión de la FB para un alto contenido hídrico del líquen.

Palmer & Friedmann (1990) estudiaron el papel de la estructura en las relaciones hídricas y la fotosíntesis de *T. lacunosus* y *R. maciformis*, procedentes del Desierto del Negev. Concluyeron que, para *T. lacunosus*, la ausencia de una capa cortical inferior compacta junto con la ausencia de hifas hidrófobas medulares facilita la absorción de

agua líquida haciendo inevitable la importante depresión de la FN que presenta este líquen cuando el talo está saturado. Sin embargo, *R. maciformis* acumuló agua sólo en la capa cortical, pero no en la medular.

Thomas et al. (1996), encontraron que el líquen subtropical *Coenogonium* no presentó depresión de la FN para un alto contenido hídrico. Relacionaron este resultado con la inusual morfología de este líquen, en el que el alga es el simbiote dominante y aparece, en forma de filamentos, en la superficie del líquen. Esta organización minimiza las resistencias a la difusión del CO₂ causadas en otros líquenes por la presencia de una capa cortical y medular entre el exterior y las células algales.

Es decir, parece haber ciertas características estructurales que pueden ayudar a explicar la depresión de la FN para un alto contenido hídrico, pero no siempre este hecho puede explicarse a través de características estructurales. En este sentido por ejemplo Ried (1960) encontró que la diferencia en la captación de CO₂ existente entre *Rhizocarpon geographicum* y *Lecidea sorezoides* cuando están altamente hidratados no podía ser explicada a través de diferencias estructurales. Lange et al. (1993a), encontraron pocas correlaciones obvias entre el grado de depresión de la FN, o lo que es lo mismo, entre los cuatro tipos de respuesta que describieron y las estructuras anatómicas y morfológicas de los líquenes.

Por tanto todavía no está claramente determinada la localización del agua en las distintas fases del ciclo hidratación-deshidratación de los líquenes, ni consecuentemente, la distribución de las resistencias a la difusión del CO₂ en el líquen saturado. Tampoco están totalmente explicadas las causas de la depresión de la FN que presentan muchas especies liquénicas para altos contenidos hídricos.

En este trabajo se ha estudiado el comportamiento de la FN y de la respiración frente al contenido hídrico del talo en las especies *T. lacunosus* (Rupr.) Sav y *R. bourgeana* Nyl. De esta forma se ha podido caracterizar la respuesta de la FB frente al contenido hídrico del talo en ambas especies para poder conocer si la depresión de la FN en talos saturados es causada por el incremento de la respiración, y un posible

reciclaje interno del CO_2 procedente de los procesos respiratorios, o si efectivamente la FB del alga disminuye en el talo saturado y se puede considerar la existencia de resistencias a la difusión del CO_2 en el talo saturado.

Además, para completar los resultados obtenidos en este capítulo, se ha estudiado también la localización del agua en el interior del talo liquénico para distintos niveles de hidratación, (capítulo VII), mediante la utilización de microscopía electrónica de barrido a baja temperatura. Esto nos ha permitido aportar una idea acerca de los posibles lugares en los que se localizan las resistencias a la difusión del CO_2 en los talos, así como su relación con la estructura de cada una de las especies y con las diferencias encontradas en el comportamiento de la FN frente al contenido hídrico del talo en cada una de las especies.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Para llevar a cabo éstas medidas se ha utilizado el sistema de Minicubeta CMS400 (Walz, FRG) descrito por Lange et al. (1984a, 1985), Kappen (1983), Schroeter et al. (1994) y Pintado (1996). La figura 38 muestra un esquema del sistema.

El sistema consta de una cubeta de plexiglas, permeable a la radiación solar, de aproximadamente 250 cm³, en la que se introduce la muestra. La cubeta tiene en su parte superior una tapa que puede retirarse de forma fácil y rápida a través de cuatro tornillos, y que cierra herméticamente gracias a una junta de goma situada entre la cubeta y la tapa. Un pequeño ventilador situado en el interior de la cubeta favorece la circulación homogénea del aire alrededor de la muestra. La temperatura en el interior de la cubeta se puede regular a través de un sistema de control mediante elementos Peltier. De esta forma se puede fijar la temperatura de trabajo a un valor determinado con un límite de 15 ° C por encima o por debajo de la temperatura ambiente. También se puede ajustar la temperatura de la cubeta a la de un sensor de temperatura externo y así mantenerla a temperatura ambiente. En su interior presenta un sensor termistor que mide la temperatura del aire en la cubeta, un termopar (Nícr-Ni, 0.1 mm de diámetro) que a través del contacto con la muestra mide su temperatura, un sensor de humedad y un fotodiodo de silicón para medir la radiación lumínica dentro de la cubeta. En el exterior, muy próximo a la cubeta, el sistema presenta un sensor de radiación fotosintéticamente activa (LI-COR, Lincoln, USA). Es posible obtener diferentes intensidades de luz utilizando una fuente de luz fría (FL-400, Walz, FRG), y filtros neutros intercalados. Las condiciones de humedad dentro de la cubeta se regulan mediante una unidad de condensación de agua (KF 18/2, Walz, Alemania) en la que se ajusta la temperatura a un valor determinado. De esta manera se deseca en mayor o menor medida el aire antes de entrar al sistema.

El sistema presenta también un recipiente de referencia, del mismo volumen que la cubeta, que se mantiene vacío durante todo el experimento, y al que se hace llegar una corriente de aire igual que la que pasa por la cubeta con la muestra. Al ser la cubeta y el

recipiente de referencia del mismo volumen se evitan diferencias en los tiempos de flujo entre ambos canales.

El aire se toma del exterior y antes de entrar en el sistema se mezcla en un bidón de 20 litros para compensar posibles variaciones bruscas en la concentración de CO₂ ambiental y así estabilizar el contenido de CO₂ del aire que entra al sistema. A continuación el aire de entrada se divide en dos corrientes. Una de ellas es bombeada hacia la cubeta con la muestra, y la otra hacia el recipiente de referencia vacío. La entrada de la corriente de aire hacia la cubeta y hacia el recipiente de referencia tiene lugar a través de bombas controladas mediante rotámetros que permiten mantener un flujo de aire constante. El sistema, que opera a través de un flujo abierto, mide el intercambio gaseoso de CO₂ como la diferencia de concentraciones de CO₂ y vapor de agua del aire que pasa a través de la cubeta con la muestra en su interior y del aire que pasa a través del recipiente de referencia vacío. El principio en el que se basa este sistema para medir el intercambio de CO₂ es la capacidad de éste para absorber radiación infrarroja corta (800-1500 nm), por lo que la diferencia de concentraciones de CO₂ y vapor de agua entre las dos corrientes de aire es determinada en un analizador de gases (CO₂ y H₂O) por infrarrojos (Binos 100, Leybold-Heraeus, Alemania). Para evitar que las moléculas de H₂O interfieran en las medidas de absorción de infrarrojos, las corrientes de aire procedentes de la cubeta y del recipiente de referencia después de pasar por el canal de medida de vapor de agua se desecan mediante un condensador (MGK1, Walz, Alemania), y posteriormente pasan al canal de medida de CO₂. El rango de medida del analizador es de ± 50 ppm y su sensibilidad de ± 0.1 ppm. La sensibilidad de los canales del IRGA se chequea periódicamente con diferentes gases estándar de calibración de CO₂.

Las medidas de intercambio gaseoso se realizan de forma diferencial utilizando la concentración ambiental de CO₂.

El flujo utilizado durante la realización de éstos experimentos ha sido de 0.655 l/m.

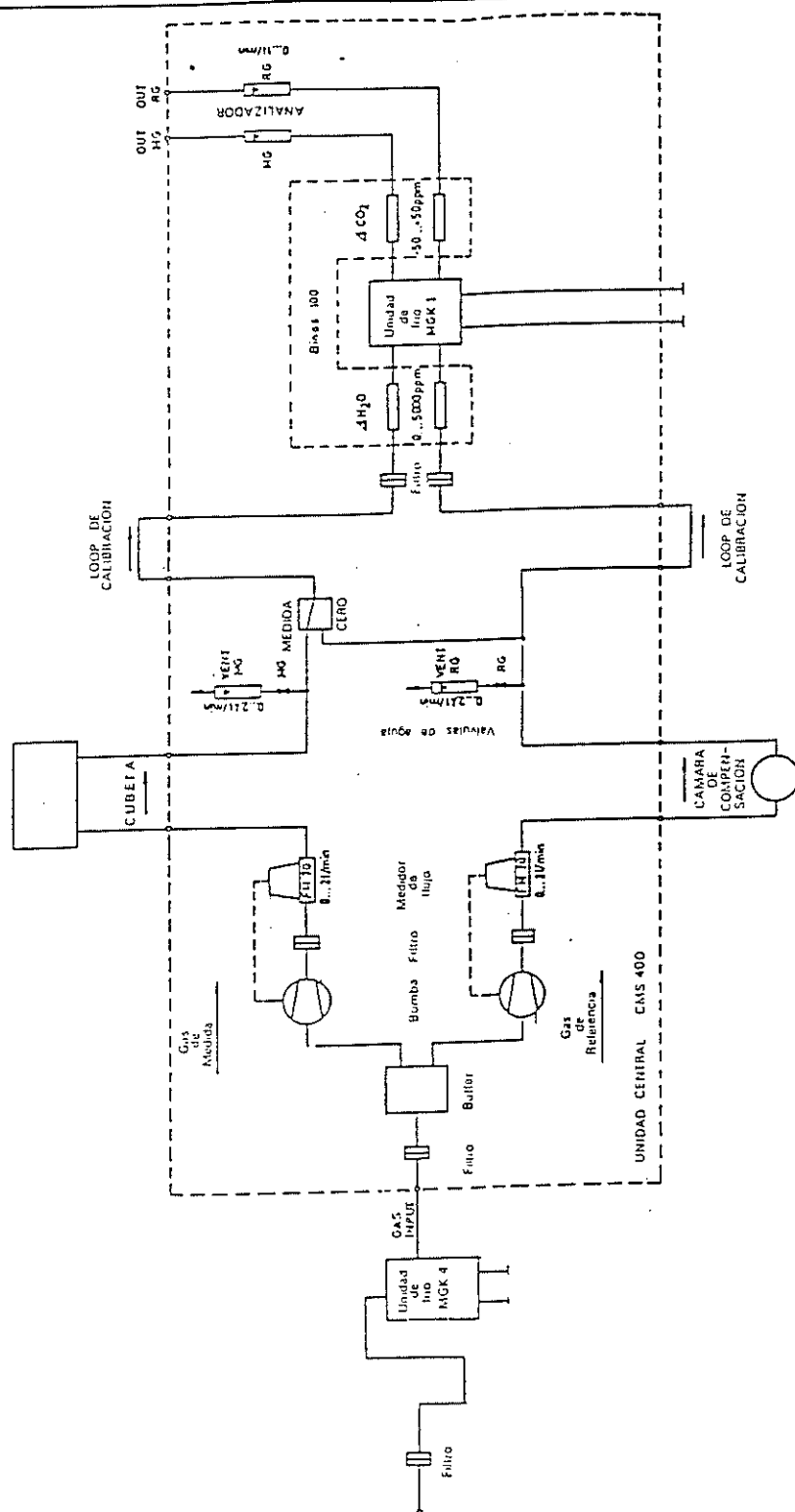


Figura 38. Esquema del sistema de Minicubeta CMS400 utilizado para medir el intercambio gaseoso de CO_2 en el laboratorio.

RELACIÓN ENTRE FOTOSÍNTESIS NETA Y CONTENIDO HÍDRICO DEL TALO.

La caracterización de la relación entre la fotosíntesis neta (FN) y el contenido hídrico del talo se ha llevado a cabo en la Estación Biogeológica del Ventorrillo, en la Sierra de Guadarrama. Las dos especies estudiadas, *T. lacunosus* y *R. bourgeana*, fueron recolectadas en Junio de 1996 en las localidades de Venta de los Yesos (Desierto de Tabernas, 520 m snm) y Cerro de Enmedio (San José, Cabo de Gata, 100 m snm) respectivamente. *T. lacunosus* se encontró sobre suelo yesífero, siempre en exposición Norte y en pendientes poco inclinadas. *R. bourgeana* se recolectó, sobre roca silíceo volcánica (andesitas), en el espolón de la roca.

Tras la recolección las muestras se trasladaron al Dpto. de Botánica de la Facultad de Farmacia (U.C.M.), donde fueron conservadas, en estado deshidratado, a -20 ° C hasta el momento de la realización de los experimentos. Diversos estudios han mostrado que los líquenes pueden permanecer almacenados en estado seco a baja temperatura uno o dos años sin que se altere su capacidad fotosintética (Kappen & Lange, 1972; Larson, 1989).

Durante los tres días anteriores al inicio de las medidas, los líquenes fueron revitalizados hidratándolos por la mañana mediante pulverización con agua desionizada, permitiendo que se desecaran el resto del día bajo condiciones ambientales y fotoperiodo natural, aunque no expuestos directamente a la radiación solar. El proceso de revitalización se llevó a cabo porque cuando el liquen se rehidrata tras haber permanecido deshidratado durante un periodo de tiempo prolongado existe la posibilidad de que se produzca una liberación de CO₂ -“resaturation”- (Smith & Molesworth, 1973; Bewley & Krochko, 1982). De esta manera se evitó que durante el desarrollo de las medidas de las tasas de asimilación hubiera errores debidos a este fenómeno de resaturación de la respiración.

Antes de comenzar los experimentos, los talos se limpiaron de restos de sustrato para evitar que éstos pudieran interferir en las medidas.

Para determinar el comportamiento de la FN en relación al contenido hídrico del talo, las muestras se hidrataron mediante pulverización con agua desionizada hasta saturación. Se pesaron en una balanza de precisión MK-50 con el fin de conocer el contenido hídrico inicial - y a su vez máximo - de los mismos. A continuación se introdujeron en la cubeta de medida del Sistema indicado, bajo condiciones de PPFD y temperatura de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 15°C respectivamente, donde se estudió la variación de la FN durante el ciclo de deshidratación que cada talo liquénico utilizado experimentó en la cubeta. Para ello se registró automáticamente el valor de la FN cada dos minutos, y se midió el contenido hídrico del talo retirándolo cada 30 minutos de la cubeta para pesarlo en la balanza de precisión ya mencionada. El experimento se daba por finalizado cuando las lecturas de FN llegaban a cero. De esta manera se ha podido establecer la variación de la fotosíntesis neta del talo según el grado de hidratación, además de establecer cuál es el contenido hídrico máximo que alcanzan los talos de ambas especies y la hidratación óptima para la fotosíntesis a la temperatura y PPFD de 15°C y $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD.

Este estudio se ha llevado a cabo sobre seis talos de *T. lacunosus*, y sobre cuatro de *R. bourgeana*.

RELACIÓN ENTRE LA RESPIRACIÓN Y EL CONTENIDO HÍDRICO DEL TALO.

La caracterización de la relación entre la respiración (R) y el contenido hídrico del talo se realizó en el Instituto de Botánica de la Universidad de Kiel (Alemania).

Los talos de *T. lacunosus* y *R. bourgeana* utilizados para este estudio se recolectaron el 7 de Abril de 1998 en las mismas localidades en las que se recolectaron los talos empleados en el experimento anterior. Tras la recolección fueron transportados en estado deshidratado al laboratorio de la Universidad de Kiel, donde durante los tres días previos al comienzo de las medidas se limpiaron para eliminar los restos de sustrato que pudieran estar adheridos, y fueron reactivados para evitar errores debidos al fenómeno de resaturación de la respiración. Para ello por la mañana se pulverizaron con agua desionizada dejándolos deshidratarse el resto del día en una cámara climática a 15°C , $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD y fotoperiodo 12h luz- 12h oscuridad.

Para determinar la respuesta de la respiración frente al contenido hídrico del talo se tomaron cuatro talos de cada una de las especies estudiadas. Se hidrataron hasta saturación mediante pulverización con agua desionizada. Se pesaron en una balanza de precisión Sartorius 2006 MP con el fin de conocer el contenido hídrico inicial de las muestras, y se introdujeron en la cubeta de medida del Sistema indicado a 15 ° C y en oscuridad. Bajo esas condiciones se caracterizó la variación de la respiración durante el ciclo de deshidratación que cada talo experimentó en la cubeta de medida. Para ello se registró automáticamente el valor de la respiración cada dos minutos, y cada 30 minutos se determinó el contenido hídrico del talo sacándolo de la cubeta para pesarlo en la balanza de precisión mencionada. En ese momento también se chequeó el punto cero de la cubeta. El experimento se dio por finalizado cuando los valores de intercambio gaseoso eran cercanos a cero.

EVALUACIÓN DE DATOS.

Los valores de FN y R obtenidos a partir de la cubeta de medida han sido referidos a peso seco (p.s.) y se han expresado en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg p.s.}^{-1} \text{ s}^{-1}$ según la fórmula:

$$\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg p.s.}^{-1} \text{ s}^{-1} = F \times \text{PPM} / 60 \times 22.4 \times P$$

Siendo:

F flujo de aire en la cubeta expresado en ml min^{-1}

PPM dato de intercambio gaseoso obtenido en partes por millón para cada talo

P Peso seco estándar del talo expresado en g

A continuación, los valores de FN y R ya referidos a peso seco, se expresaron en tanto por ciento del máximo con el fin de hacer comparables los resultados obtenidos para cada uno de los talos.

El contenido hídrico del talo se expresó en tanto por ciento sobre peso seco utilizando para su cálculo la ecuación:

$$H (\% \text{ peso seco}) = (\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}) \times 100 / \text{peso seco}$$

Para obtener el peso seco se introdujeron las muestras en estufa durante 24 horas a 100-105 ° C.

RESPUESTA DE LA FB FRENTE AL CONTENIDO HÍDRICO DEL TALO.

A partir de los resultados obtenidos en el estudio de la respuesta de la fotosíntesis neta (FN) y de la respiración (R) frente al contenido hídrico del talo se ha determinado la variación de la fotosíntesis bruta (FB) con el contenido hídrico del talo. Para ello, en el caso de *T. lacunosus*, se ajustó la variación de la FN en función del contenido hídrico de todos los talos estudiados a una regresión polinomial de segundo orden, y la variación de la R en función del contenido hídrico de todos los talos estudiados a otra regresión polinomial de segundo orden. Dado que la curva completa de FN frente a contenido hídrico no ajustaba bien a ningún tipo de regresión, el ajuste se hizo en dos partes. Se hizo un primer ajuste para la zona de la curva comprendida entre el primer valor de FN registrado y el 100 % de FN, y un segundo ajuste para la parte de la curva comprendida entre el 100 % de FN y el valor de FN registrado para el contenido hídrico más bajo. En el caso de *R. bourgeana*, la curva completa de FN frente al contenido hídrico se ajustó bien a una regresión polinomial de tercer orden, por ello en esta especie también la de respiración se ajustó al mismo tipo de regresión.

A partir de las ecuaciones de las curvas ajustadas de FN y respiración frente a contenido hídrico, se calculó la ecuación de la FB frente al contenido hídrico del talo para cada especie restando a la ecuación de la curva ajustada de FN, la ecuación de la curva ajustada de R. Una vez obtenida la ecuación de la curva de FB frente al contenido hídrico ya es posible obtener los valores de FB para los distintos valores de contenido hídrico del talo.

Las gráficas y ajustes que se muestran en el trabajo se han realizado utilizando el programa SIGMA PLOT 3.0 y 4.0.

El análisis estadístico de los datos se ha realizado mediante el test no paramétrico denominado Mann-Withney Rank Sun Test, con el fin de establecer las diferencias estadísticamente significativas entre parámetros. En aquellos casos en que al aplicar el test mencionado las muestras han superado los análisis de normalidad y varianza indicando que se ajustan a una distribución normal con varianzas iguales, se ha utilizado el análisis paramétrico t-student equivalente al análisis de varianza (ANOVA DE UNA VIA) pero utilizado cuando se tienen sólo dos grupos experimentales. Para llevar a cabo éstos análisis se ha utilizado el programa estadístico SIGMA STAT 2.0

RESULTADOS.

La figura 39 muestra la variación de la fotosíntesis neta (FN), fotosíntesis bruta (FB) y respiración (R) en relación al contenido hídrico del talo en *T. lacunosus* y *R. bourgeana* respectivamente.

RESPUESTA DE LA FN FRENTE AL CONTENIDO HÍDRICO DEL TALO.

En las dos especies estudiadas se ha observado que la FN se encuentra fuertemente influenciada por el contenido hídrico del talo, encontrándose un comportamiento común en las curvas obtenidas para cada una de las especies: Altos contenidos hídricos de los talos han dado lugar a una fuerte depresión de la FN, que se ha ido superando a medida que los talos se han ido deshidratando hasta llegar a un punto en que la FN ha alcanzado su valor máximo. A partir de este punto la deshidratación de los talos ha dado lugar a un descenso gradual de las tasas de FN hasta llegar a alcanzar el valor cero (es decir, la inactivación metabólica de los talos). Es decir, en ambas especies tanto altos como bajos contenidos hídricos han limitado la FN de los talos, y valores intermedios de hidratación han dado lugar a las tasas más altas. Sin embargo, a pesar de que en las dos especies estudiadas la curva de respuesta de la FN frente al contenido hídrico del talo ha mostrado este patrón común, existen diferencias entre la respuesta de ambas especies.

En los talos de *T. lacunosus* la FN mostró una fuerte depresión para contenidos hídricos superiores a un 170 % - 210 % sobre peso seco (p.s.). Para éstos niveles de hidratación las tasas de FN observadas nunca superaron el 20 % de la FN máxima. A partir de este punto la pérdida de agua en el talo provocó un empinado aumento de la FN hasta alcanzar su valor máximo para contenidos hídricos comprendidos entre un 95 % p.s. y un 125 % p.s. según el talo estudiado. El rango de hidratación durante el cual se mantuvo la tasa máxima de FN fue muy estrecho en todos los talos estudiados,

observándose una caída progresiva de la FN a medida que los talos se iban deshidratando. Para niveles de hidratación de los talos comprendidos entre un 28-33 % p.s. las tasas de FN no superaron ya un 20-25 % de la FN máxima. Cuando los talos alcanzaron contenidos hídricos del 15-22 %, la FN se hizo cero.

La curva de respuesta de la FN frente al contenido hídrico del talo en *T. lacunosus* se ha caracterizado por presentar un punto de inflexión de forma que tasas muy bajas de FN, (inferiores al 20 % del máximo), alcanzadas en niveles de hidratación de los talos comprendidos entre un 185-210 % p.s., se han mantenido casi constantes hasta la saturación hídrica de los talos.

Los talos de *R. bourgeana* también han presentado depresión de la FN cuando se encontraban altamente hidratados, (alrededor de 270 % p.s.). Pero en contraste con la fuerte y mantenida depresión de la FN de los talos de *T. lacunosus* hasta contenidos hídricos de un 170-210 % p.s., la depresión de la FN en los talos de *R. bourgeana* se ha ido superando de forma bastante constante desde altos niveles de hidratación de los talos. Así, para contenidos hídricos de un 200 % p.s., las tasas de FN alcanzadas por los talos de *R. bourgeana* estuvieron ya cerca de un 40-50 % de la FN máxima.

En la tabla 10 se comparan las tasas de FN, (expresadas en % del máximo), que presentaron los talos estudiados en ambas especies frente a distintos y elevados contenidos hídricos de los talos, (expresados en % sobre peso seco). Para un contenido hídrico del 270 % p.s. no hubo diferencia significativa entre las tasas de FN de ambas especies. Sin embargo, para el resto de los contenidos hídricos estudiados, las tasas de FN de los talos de *R. bourgeana* fueron significativamente más altas que las de *T. lacunosus*. Así, para un nivel de hidratación del 180 % p.s., las tasas de FN de los talos de *T. lacunosus* no habían superado todavía el 20 % de la FN máxima, mientras que los de *R. bourgeana* presentaban ya tasas de casi un 70 % de la FN máxima registrada.

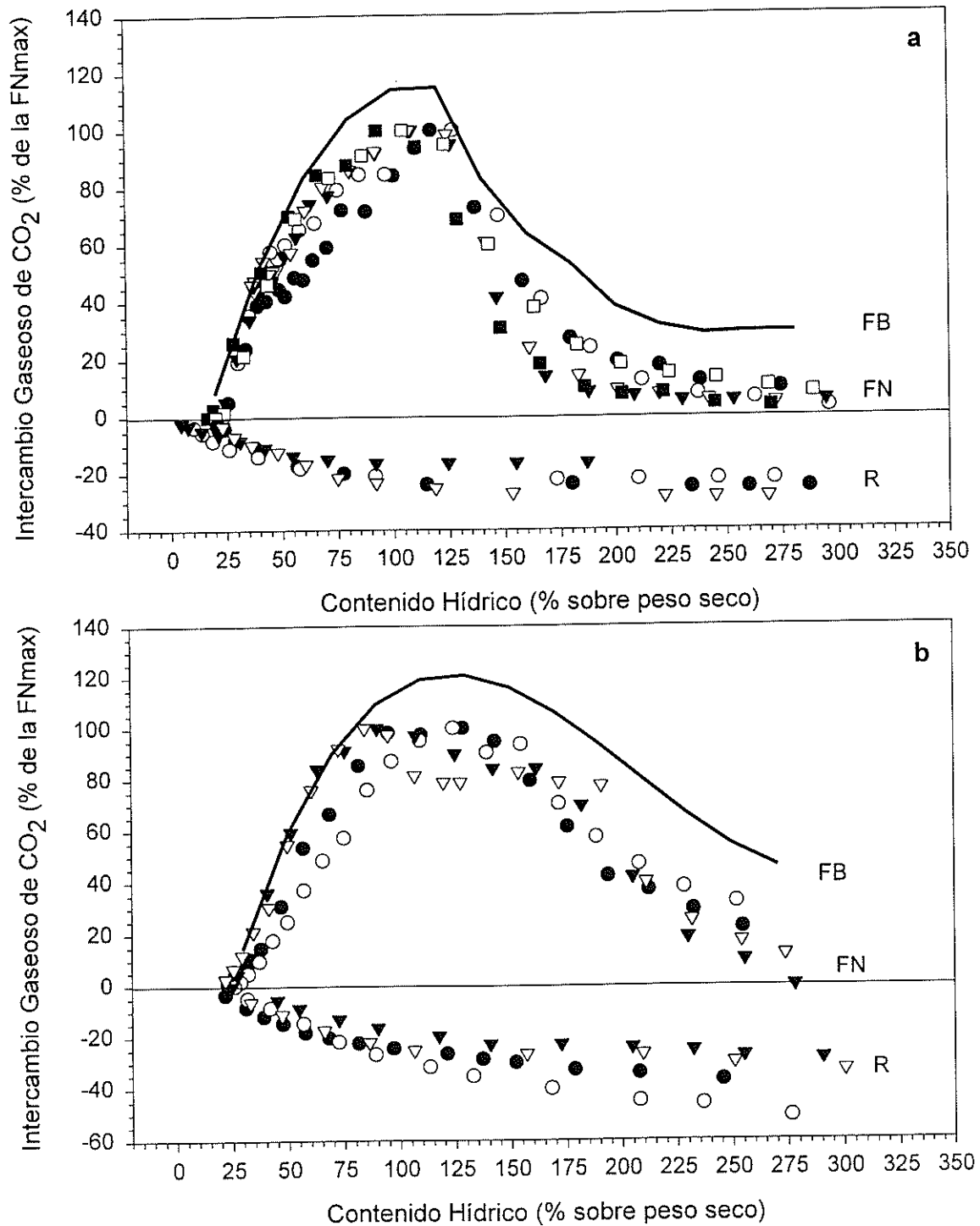


Figura 39. Respuesta de la fotosíntesis neta (FN), fotosíntesis bruta (FB) y respiración (R), frente al contenido hídrico del talo en *T. lacunosus* (a) y *R. bourgeana* (b). Los distintos símbolos indican talos diferentes.

Tabla 10: Tasas de FN, (expresadas en tanto por ciento del máximo), observadas en cada una de las especies para elevados contenidos hídricos de los talos liquénicos. En cada especie, para cada nivel de hidratación estudiado, se da el valor medio de las distintas tasas de FN encontradas en ese punto en los distintos talos estudiados. Junto a la media se indica el valor de desviación estándar (σ_{n-1}).

Contenido Hídrico (% p.s.)/sp	<i>T. lacunosus</i>	<i>R. bourgeana</i>
270 %	6.52 ± 2.8	7.77 ± 5.9
240 %	8.18 ± 3.7	24.86 ± 8.3
200 %	13.08 ± 5.5	47.72 ± 8.7
180 %	18.18 ± 8.4	68.07 ± 7.5

La depresión inicial de la FN que mostraron los talos saturados de *R. bourgeana* se fue superando de forma gradual a medida que los talos comenzaron a deshidratarse. Las tasas máximas de FN se registraron coincidiendo con contenidos hídricos de los talos comprendidos entre un 85 % y un 130 % p.s. según el talo estudiado. Por lo tanto el punto de hidratación óptima presentó mayor variabilidad en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*.

Ambas especies se han caracterizado por presentar estrechos rangos de contenido hídrico entre los que se mantienen las tasas máximas de FN. Si se considera el margen de hidratación durante el cual la FN se mantiene igual o mayor al 95 % de la FN máxima, se observa que en *T. lacunosus* es de un 24.97 % ± 4.7 y en *R. bourgeana* es de un 32.8 % ± 13.3, (valores medios y desviación de todos los talos estudiados para cada especie). Estos valores no han presentado diferencia significativa.

En cambio si se considera el rango de hidratación de los talos durante el cual la FN se mantiene igual o mayor al 80 % de la FN máxima, se observa que en *T. lacunosus* ese rango es de un 53.68 % ± 11.1, mientras que en *R. bourgeana* fue de un 88.32 % ±

14.3 y por tanto significativamente superior. Es decir, desde el momento en que el talo alcanza una tasa fotosintética del 80 % del máximo, puede perder un 53.68 % o un 88.32 % de su contenido hídrico, según se trate de *T. lacunosus* o de *R. bourgeana*, antes de que su tasa de FN vuelva a ser inferior del 80 % de la tasa máxima registrada.

Es decir, ambas especies alcanzaron el óptimo fotosintético, - punto en el cual la FN alcanza un valor igual o superior al 95 % de la FN máxima registrada -, durante un margen de hidratación muy estrecho y similar, mientras que el rango de hidratación durante el cual la FN se mantiene dentro de valores altos aunque no máximos, - valores mayores o iguales al 80 % de la FN máxima -, fue mucho más amplio en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*.

Los talos de *R. bourgeana*, al igual que los de *T. lacunosus*, a medida que se fueron deshidratando tras pasar el punto de hidratación óptima experimentaron un descenso progresivo de la FN hasta contenidos hídricos de un 20-25 % a los que ya no se registró FN. Además, observando el final de las curvas de ambas especies se puede indicar que *T. lacunosus* alcanzó mayores tasas de FN con contenidos hídricos del talo más bajos que *R. bourgeana*. Los talos de *T. lacunosus* todavía mostraron tasas del 25 % de la FN máxima con un 30 % de hidratación sobre peso seco. En cambio, los talos de *R. bourgeana* no alcanzaron más de un 10 % de la FN máxima con contenidos hídricos del 30 %.

RESPUESTA DE LA RESPIRACIÓN FRENTE AL CONTENIDO HÍDRICO DEL TALO.

La respiración también se ha visto fuertemente influenciada por el contenido hídrico del talo en las dos especies estudiadas.

En los talos de *T. lacunosus* la tasa respiratoria ha ido aumentando de forma paralela a la hidratación del talo, hasta contenidos hídricos comprendidos entre un 70-

120 % p.s. según el talo considerado. A partir de este punto la tasa respiratoria ha alcanzado su valor máximo y se ha mantenido constante a medida que el talo ha seguido hidratándose hasta saturación.

Es destacable el hecho de que las tasas respiratorias han alcanzado su valor máximo para un contenido hídrico equivalente al óptimo para la FN. Desde el momento en que se alcanzan contenidos hídricos óptimos para la FN, las tasas respiratorias presentaron un comportamiento asintótico a medida que los talos continuaron aumentando su contenido hídrico.

En los talos de *R. bourgeana* también se registraron las tasas más altas de respiración para contenidos hídricos máximos de los talos. Pero en esta especie, a diferencia de lo que ocurrió en *T. lacunosus*, las tasas respiratorias han ido aumentando a medida que el talo se ha ido hidratando sin alcanzar un comportamiento asintótico a partir de un determinado nivel de hidratación. Por ello, en el punto óptimo de hidratación para la FN, las tasas respiratorias registradas han sido un 70-80 % más bajas que las registradas para un contenido hídrico máximo.

Además se observa que las tasas respiratorias de *R. bourgeana* se activan con contenidos hídricos más altos que en *T. lacunosus*, (4-20 % p.s. en el caso de los talos de *T. lacunosus*, y un 16-28 % p.s. en los talos de *R. bourgeana*).

RESPUESTA DE LA FOTOSÍNTESIS BRUTA FRENTE AL CONTENIDO HÍDRICO DEL TALO.

En ambas especies, la curva de respuesta de la FB frente al contenido hídrico del talo, ha transcurrido de forma paralela a la curva de respuesta de la FN frente al contenido hídrico del talo.

La FB del líquen *T. lacunosus* ha mostrado también una fuerte depresión en talos saturados. Esta depresión se ha mantenido prácticamente constante a medida que el talo se ha ido deshidratando hasta llegar a un contenido hídrico de aproximadamente 210-220 % p.s. En este punto se ha encontrado el mismo punto de inflexión indicado en la curva de respuesta de la FN frente al contenido hídrico, de forma que una mayor deshidratación del talo ha provocado un aumento muy rápido y de pendiente importante de la FB hasta alcanzar la tasa máxima coincidiendo con un contenido hídrico de un 90-120 % p.s. La pérdida de agua en el talo a partir de este punto provocó un nuevo descenso de las tasas de FB.

La curva de respuesta de la FB frente al contenido hídrico del talo en el líquen *R. bourgeana*, ha presentado también una zona de depresión coincidiendo con el contenido hídrico máximo. Pero al igual que sucedió en la curva de FN, esta depresión se ha ido superando de forma gradual a medida que el talo se ha ido deshidratando. Así, para un 200 % p.s., la FB de los talos de *T. lacunosus* no había superado el 40 % del máximo mientras que los talos de *R. bourgeana* ya presentaron una FB del 85 % del máximo para el contenido hídrico indicado. Las tasas más altas de FB han aparecido para contenidos hídricos comprendidos entre un 110-130 % p.s.

De nuevo, el rango de contenido hídrico durante el cual se han mantenido tasas elevadas de FB ha sido mayor en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*. En *T. lacunosus* la FB mantuvo valores iguales o superiores al 100 % de la FN máxima para un rango de hidratación comprendido entre el 125 % y el 70 % p.s. Mientras que *R. bourgeana*

mantuvo estos mismos valores de FB para un rango de contenido hídrico comprendido entre el 185 % y el 75 % p.s.

DISCUSIÓN.

Los resultados obtenidos en el estudio de la relación entre la fotosíntesis neta y el contenido hídrico del talo, indican que en las dos especies estudiadas tanto la escasez como un excedente de agua en el talo limitan la fotosíntesis neta (FN) del liquen, siendo los niveles de hidratación intermedios los más favorables para la realización de la fotosíntesis.

Las dos especies estudiadas en este trabajo han presentado un importante descenso de la FN en el talo saturado, pero han mostrado diferencias en la respuesta de la FN a medida que el talo se ha ido deshidratando.

Se ha observado que la depresión de la fotosíntesis neta para altos contenidos hídricos del talo aparece en muchas especies liquénicas, aunque no en todas. Como ya se ha indicado en la introducción, algunas especies no presentan disminución de la FN para altos contenidos hídricos (Thomas et al., 1996), y en el caso de aquellas en las que sí se ha caracterizado esta depresión se ha observado una alta variabilidad en el grado de depresión encontrado entre unas especies y otras. Lange et al. (1993a) estudiaron el intercambio de CO₂ en relación al contenido hídrico del talo en 22 especies de Nueva Zelanda, y encontraron importantes diferencias entre las respuestas de las distintas especies estudiadas. Estas diferencias les permitieron subdividir las distintas especies liquénicas en cuatro tipos en función de la presencia y grado de depresión de la fotosíntesis neta que presentaron para altos contenidos de hidratación. En 1995, de nuevo Lange y colaboradores trabajando con líquenes crustáceos de una formación esteparia xerotérmica de Franconia volvieron a encontrar los mismos tipos de respuesta. Atendiendo a esta clasificación, *T. lacunosus* pertenecería al tipo *Cladonia pocillum* y *R. bourgeana* al tipo *Toninia sedifolia*.

Para poder determinar si la depresión de la FN observada para altos contenidos hídricos del talo en *T. lacunosus* y *R. bourgeana*, es consecuencia de un incremento en la resistencia a la difusión del CO₂, o si es aparente y debida a un aumento de las tasas

respiratorias o a un reciclaje interno del CO₂ procedente de la respiración, hemos estimado la respuesta de la FB frente al contenido hídrico del talo a partir de las respuestas de la FN y de la respiración medidas a distintos niveles de hidratación del talo.

Los resultados obtenidos muestran que en ambas especies para un alto contenido hídrico la FB ha descendido de forma paralela a la FN. Es decir, a diferencia de lo observado en otros líquenes como *Aspicilia fruticulosa* (Sancho et al., 2000), el descenso de la FB en el talo muy hidratado indica que hay una limitación en la llegada de CO₂ al centro activo de carboxilación. Es decir el descenso observado en la FN no es un descenso aparente debido a un incremento de las tasas respiratorias, sino que es debido a una disminución en la llegada de CO₂ al fotobionte. La disminución de la FB en el talo de ambas especies con altos contenidos hídricos desecha también la idea de la posibilidad de la existencia de una reutilización del CO₂ liberado por respiración al interior del talo líquénico. Por tanto los resultados obtenidos en el estudio de la variación de la FN, R y FB frente al contenido hídrico del talo en *T. lacunosus* y *R. bourgeana* muestran que la depresión de la FN medida para altos contenidos hídricos de los talos es debida a un incremento de las resistencias a la difusión del CO₂.

Para poder conocer la distribución de las resistencias a la difusión del CO₂ en las dos especies estudiadas, se ha determinado la localización del agua en el interior del talo para contenidos hídricos altos, medios y bajos. Para ello se ha utilizado la microscopía electrónica de barrido a baja temperatura (capítulo VII).

En talos hidratados hasta el máximo contenido hídrico (similar en las dos especies como se indica en el capítulo VI), se ha observado que las diferencias anatómicas existentes entre las dos especies han determinado diferencias en la distribución del agua en el talo líquénico, fundamentalmente a nivel de la capa medular. Estas diferencias son muy similares a las indicadas por Palmer & Friedmann (1990) para *T. lacunosus* y *R. maciformis*, mencionadas en la introducción.

En ambas especies se ha encontrado una capa de agua superficial rodeando al talo, y también una gran cantidad de agua almacenada en las capas corticales. Pero la principal

diferencia se ha encontrado a nivel de las capas algal y medular. En *T. lacunosus*, de acuerdo con lo que indicaron Palmer & Friedmann (1990), la ausencia de una capa cortical inferior compacta junto con la ausencia o escasez de hifas medulares facilita la absorción de agua líquida. Por ello, y a diferencia de las observaciones realizadas por diversos autores respecto a la ausencia de agua libre en los espacios intercelulares de la médula, en *T. lacunosus* se ha encontrado gran cantidad de agua libre en el interior del talo. Esto, junto con la gruesa capa de agua que se acumula en la superficie, favorecida por la presencia de los pelos existentes en la misma, ha provocado la importante depresión de la FN que presenta este líquen cuando el talo está saturado.

R. bourgeana, ha presentado también agua libre en la médula, pero en menor cantidad que *T. lacunosus*. En *R. bourgeana* hay una mayor proporción de espacios intercelulares llenos de aire, posiblemente debido a la presencia de una gruesa y compacta capa cortical que rodea al talo generando una mayor dificultad, que en *T. lacunosus* que carece de córtex inferior, a la entrada de agua al interior del talo. Asimismo, desde un punto de vista estructural, una diferencia entre las dos especies estudiadas que posiblemente influye también de forma importante sobre las diferencias encontradas en la respuesta de la FN frente a un alto contenido hídrico del talo es la presencia de pseudocifelas en *R. bourgeana*.

Lange et al. (1993a, 1995) clasificaron los líquenes en cuatro tipos en función de del grado de depresión de la FN para altos contenidos hídricos del líquen. *T. lacunosus* pertenece al tipo D caracterizado por presentar una marcada y constante depresión de la FN desde el punto de máxima hidratación del talo hasta un contenido hídrico de un 170 % - 210 % p.s., momento en el cual aparece un punto de inflexión de tal forma que la mayor deshidratación del talo provoca un empinado ascenso de la FN hasta su valor óptimo. Lange et al. (1993a) indicó que esta importante depresión era debida a la gruesa capa de agua que rodeaba al líquen y que los cambios en el grosor de esta capa una vez que se ha formado probablemente sólo tienen un pequeño efecto en la resistencia total a la difusión. Explicó que el empinado aumento en la captación de CO₂ que tiene lugar en un rango muy estrecho de tiempo y de contenido hídrico del talo probablemente coincida con el punto en que la capa de agua se rompe, o lo que es lo mismo, se hace discontinua.

Los resultados obtenidos tras observar con LTSEM la localización del agua en el talo para distintos niveles de hidratación en *T. lacunosus* parecen estar de acuerdo con las observaciones realizadas por Lange y colaboradores, así como por Lange & Tenhunen (1981) en las que indican que el punto de inflexión coincide con la rotura de la capa de agua superficial. Para un contenido hídrico un poco mayor al correspondiente al punto de inflexión se observó que todavía existía la capa de agua superficial, aunque mucho más delgada. Pero además también se observó que se había perdido gran cantidad del agua libre intratalina. Para un contenido hídrico un poco inferior al correspondiente al punto de inflexión ya se había roto la capa de agua superficial.

Sin embargo los talos de *R. bourgeana*, también se encuentran rodeados de una capa de agua superficial cuando están hidratados al máximo, y no presentan un punto de inflexión, sino que superan la depresión de forma más gradual a medida que el talo se deshidrata. Esto parece indicar que las diferencias observadas en la acumulación de agua en el interior del talo son decisiva en el distinto comportamiento de la FN encontrado entre las dos especies estudiadas para un alto contenido hídrico del talo. Posiblemente en *T. lacunosus* la importante y mantenida depresión sea debida no sólo a la capa de agua superficial, sino también a la gran cantidad de agua libre acumulada dentro del talo que origina importantes resistencias a la difusión del CO₂. Antes de que aparezca el punto de inflexión tiene que perderse el agua intercelular intratalina (lo cual puede hacerlo gracias a la ausencia del córtex inferior), y coincidiendo con la pérdida de dicha agua y con la rotura de la capa de agua superficial aparece el punto de inflexión.

R. bourgeana para un contenido hídrico máximo, presenta también una gruesa capa de agua superficial que envuelve al talo y que posiblemente determine la depresión inicial tan parecida a la encontrada en *T. lacunosus*. Pero en cambio, *R. bourgeana* tiene menor cantidad de agua libre en la médula que *T. lacunosus*, lo cual posiblemente determina menores resistencias a la difusión que las de *T. lacunosus*. Pero además tiene pseudocifelas que facilitan el intercambio gaseoso, especialmente cuando la capa de agua que las rodea se evapora. La menor resistencia a la difusión en la médula y la presencia de pseudocifelas probablemente determinen las mayores tasas de intercambio gaseoso,

aunque todavía bajas, encontradas en *R. bourgeana* frente a las de *T. lacunosus* para altos, aunque no máximos, contenidos hídricos.

Honegger & Peter (1994), indicaron que dado que no hay agua libre intratalina en líquenes heterómeros, la depresión de la FN medida en talos saturados de especies como *T. lacunosus*, que carecen de un córtex inferior desarrollado, es aparente y debida a un reciclaje interno del CO₂ respirado. Por tanto la FB del talo saturado no se vería alterada aunque descienda la FN. Evidentemente los resultados expuestos a lo largo del trabajo no son coherentes con esta teoría. Se ha encontrado gran cantidad de agua libre en la médula, lo cual origina importantes resistencias a la difusión a ese nivel. Pero además se ha medido un descenso de la FB para altos contenidos hídricos, lo cual muestra que en talo muy hidratado se restringe el suplemento de CO₂ al fotobionte.

Las diferencias observadas entre este estudio y los realizados por otros autores respecto a la presencia de agua líquida libre en la médula, puede ser debida a diferencias propias de las especies, o también a diferencias en las metodologías empleadas por los distintos autores. Se pueden producir diferencias en los resultados observados como consecuencia de una distinta forma de hidratación (Valladares et al., 1998). Honneger & Peter (1994), Honegger et al. (1996), hidrataron los talos mediante pulverización superficial, manteniéndolos después en una placa petri sobre tejido húmedo a 8-10 ° C durante aproximadamente 20 h. En cambio las muestras de este trabajo fueron parcialmente sumergidas en agua. Valladares et al. (1998), también las sumergió en agua y encontró agua libre en la médula. Otro importante factor metodológico que puede dar lugar a variabilidad en los resultados es la deshidratación parcial de las muestras a -90 ° C en alto vacío (proceso de “etching”). Algunos autores (como Scheidegger, 1994, o como Scheidegger et al., 1995), dentro de su metodología de preparación de muestras, realizan de forma previa al recubrimiento con oro un proceso de deshidratación parcial, que en principio sólo tiene como finalidad bajar un poco el nivel del agua de la muestra para ver mejor las estructuras. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la distribución de agua en el talo liquénico es irregular. De tal manera que en una zona puede haber una gran acumulación de agua, mientras que en otras zonas sólo una fina capa de agua. Por ello hay que ser muy cauto con el proceso de deshidratación parcial ya que en las zonas con gran

acumulación de agua efectivamente se puede estar haciendo descender un poco el nivel del hielo, pero en aquellas en las que únicamente existen finas capas de agua, se formarán finas capas de hielo que pueden desaparecer en el proceso de sublimación. Por la misma razón hay que ajustar bien el tiempo que dura este proceso según las muestras empleadas.

Por otro lado se considera que cuando el agua del talo se evapora en el proceso de sublimación parcial quedan precipitados los solutos que estaban disueltos en ella. Con lo cual aunque se elimine totalmente el agua se vería que estaba allí por los solutos precipitados. Sin embargo los estudios que hemos realizado durante esta Tesis comparando una misma fractura antes y después de evaporar el agua han mostrado que si el agua es bastante pura puede no dejar prácticamente solutos precipitados al desaparecer. Con lo cual se puede eliminar agua durante el proceso de deshidratación parcial que no deja ningún resto en la muestra que se observa al microscopio.

Honegger & Peter (1994) observaron las muestras sin llevar a cabo el proceso de deshidratación parcial. Por ello las diferencias encontradas entre sus resultados y los mostrados en esta Tesis posiblemente se deban a diferencias en la forma de hidratación o a diferencias propias de las especies.

En cambio Scheidegger (1994), sí realizó el proceso de deshidratación parcial cuando prepararon las muestras saturadas de *T. lacunosus*. Diferencias metodológicas en el proceso de deshidratación parcial pueden ser la causa de las diferencias encontradas entre nuestros resultados - presencia de agua libre en los espacios intercelulares de la médula de *T. lacunosus* -, y los de Scheidegger (1994) - espacios intercelulares de médula y capa algal de *T. lacunosus* llenos de aire -. Estos autores indican que han hidratado las muestras empapándolas con agua líquida, pero no indican la forma en que lo han hecho, por lo que es posible que diferencias en la forma de hidratación sea otra causa que explique las diferencias encontradas entre los resultados de estos autores y los nuestros.

Otra de las observaciones realizadas ha sido que tanto los talos de *T. lacunosus* como los de *R. bourgeana* han presentado cristales incrustados en las paredes de las hifas. Esto junto la presencia de agua libre en los espacios intercelulares de la médula no

concuerta con la idea mencionada en la introducción acerca de la presencia de metabolitos secundarios cristalizados, que junto con la capa proteica de naturaleza hidrófoba evitan la presencia de agua en los espacios intercelulares de la médula. Incluso en el caso de *R. bourgeana* se ha observado, (como se muestra en el capítulo VII), que es precisamente alrededor de estos cristales incrustados en las hifas donde hay una mayor acumulación de agua. Si bien esta es una observación realizada en muestras que no habían sido sometidas a una deshidratación parcial, ya que tras someter a las muestras a este proceso, los cristales habían perdido el agua acumulada. Por lo tanto, en estas dos especies, al igual que en las estudiadas por Lange et al. (1997a, 1999a), no parece que los cristales de metabolitos secundarios tengan un papel en la localización del agua en el talo y por tanto en la respuesta de la FN frente al contenido hídrico del talo. También estos resultados cuestionan la existencia de la delgada capa de naturaleza proteica hidrófoba que envuelve las paredes de hifas y células algales, sobre todo si se considera que incluso en las muestras en que se ha encontrado menos agua libre intercelular, las paredes de hifas medulares y células algales se encontraban recubiertas con una capa de agua.

Ambas especies para contenidos hídricos intermedios han presentado las tasas más altas de FN. Pero también en este punto se ha observado una diferencia entre las dos especies estudiadas. Los talos de *T. lacunosus* han presentado su valor óptimo de FN para un rango de contenido hídrico más estrecho y con un límite inferior más alto que los talos de *R. bourgeana*. Parece que hasta el momento no está muy claro qué factor o factores son los que determinan el contenido hídrico en el que aparecen las tasas máximas de FN en las distintas especies. Kershaw (1972) relacionó el contenido hídrico en el que las distintas especies presentaban las tasas máximas de FN con sus características ecológicas, e incluso mostró como una misma especie desarrollada en hábitats diferentes presentaba las tasas máximas de FN para distintos contenidos hídricos. En este sentido es posible que las diferencias encontradas en los contenidos hídricos a los que aparecen los valores máximos de FN sean un reflejo de las fuentes de hidratación que utilizan cada uno de estos líquenes.

Diversos trabajos han mostrado que los líquenes desérticos son capaces de utilizar diversas fuentes de hidratación, además de la lluvia, tales como el vapor de agua

atmosférico, la niebla o el rocío (Lange et al., 1970a,b; Nash et al., 1977, 1979; Kappen et al., 1980; Kappen, 1988).

No existen trabajos acerca de la capacidad de hidratación de *R. bourgeana* a partir de otras fuentes distintas a la lluvia, pero sin embargo sí se han realizado muchos estudios de hidratación y activación de la actividad metabólica de *R. maciformis* en el Desierto del Negev (Lange et al., 1970a, 1975). En ellos se ha demostrado que *R. maciformis* es capaz de hidratarse durante la noche, no sólo cuando hay formación de rocío, sino también con el vapor de agua atmosférico (cuando la HR es alta, aproximadamente de un 90 %), y presentar un pico de captación de CO₂ a primera hora de la mañana cuando comienza a recibir el sol y antes de secarse e inactivarse como consecuencia del aumento de T^a.

R. bourgeana y *R. maciformis* pertenecen al mismo tipo anatómico (Krog & Osthagen, 1980), por lo que es de esperar que *R. bourgeana* sea capaz de hidratarse también a partir del vapor de agua atmosférico, además de a partir del rocío o del agua de lluvia. Lo cual a su vez tiene lógica ya que habita en la costa de Almería, caracterizada por las bajas precipitaciones en forma de lluvia, pero por las altas HR nocturnas debidas a la influencia del mar.

En cambio, los resultados obtenidos en nuestros trabajos de reactivación de la actividad metabólica de *T. lacunosus* en el Desierto de Tabernas (capítulo IV), nos han mostrado que este líquen sólo es capaz de hidratarse lo suficiente como para activar su metabolismo en presencia de agua líquida (lluvia o rocío).

Una hidratación a partir de rocío (o lluvia), dan lugar en el talo a un mayor contenido hídrico que cuando se hidrata a partir de vapor de agua. Por ello es posible que los talos de *R. bourgeana* hayan presentado su óptimo fotosintético para un rango de contenido hídrico más amplio que *T. lacunosus* porque refleja su capacidad para activarse con distintas fuentes, que además llevan a distintos grados de hidratación. Los límites inferiores del rango encontrado en *R. bourgeana* (aproximadamente un 80-85 % sps), podrían indicar su capacidad de rehidratación a partir de vapor de agua, mientras

que los límites superiores (aproximadamente un 130 % p.s.) reflejan la activación con agua líquida). Los talos de *T. lacunosus* han presentado un rango de contenido hídrico en el que la FN se mantiene en el óptimo mucho más estrecho y con valores altos (100-120 % p.s.), lo cual se podría relacionar con su incapacidad para hidratarse con vapor de agua.

Si bien posiblemente las diferencias estructurales existentes a nivel de la médula también sean, al menos en parte, responsables de estas diferencias. *R. bourgeana* presenta una capa medular en la que se combinan hifas aracnoidales ordenadas de forma laxa en distintos sentidos - que favorecen la aireación del talo y el intercambio gaseoso de CO₂ - con cordones de hifas prosoplectenquimáticas que pueden actuar como reservorio de agua (Sancho et al., 1994), y que probablemente siguen favoreciendo la hidratación de las algas cuando ya se ha perdido bastante agua en el resto del talo. Esto posiblemente explica que en los talos de *R. bourgeana* se mantengan tasas de FN máximas para contenidos hídricos más bajos que en *T. lacunosus*. En las especies del género *Lasallia* se ha encontrado también una capa medular en la que se combina una capa prosoplectenquimática densa, con gran capacidad de acumulación de agua, y una capa aracnoidal laxa que facilita la ventilación justo en los alrededores de la capa algal donde el intercambio gaseoso es crucial (Valladares et al., 1998).

En las dos especies estudiadas contenidos hídricos inferiores al óptimo han provocado también un descenso de la FN. Al igual que existe una gran variabilidad en la respuesta de la FN frente a un alto contenido hídrico del talo, la respuesta de la FN frente a bajos contenidos hídricos es muy homogénea en todas las especies. Un cierto grado de deshidratación provoca un descenso en la FN del talo como consecuencia de que el proceso fotosintético y otras funciones metabólicas del talo se ven limitadas por el bajo potencial hídrico del liquen (Bewley, 1979; Green et al., 1994). Para líquenes con un bajo contenido hídrico la resistencia a la carboxilación es el factor limitante de las tasas de FN (Lange & Tenhunen, 1981). Para un bajo contenido hídrico el aparato fotosintético está directamente influido por el bajo potencial hídrico y la FN no se ve influenciada por resistencias a la difusión, y se hace independiente de la concentración de CO₂, es decir un aumento en la concentración externa de CO₂ no aumenta la FN

(Lange et al., 1995). Esto se ha confirmado con los estudios de intercambio gaseoso y fluorescencia llevados a cabo por Lange y colaboradores (1996a) en los que para bajos contenidos hídricos encontraron que tanto el ETR como la capacidad máxima de fijación de CO₂ presentaron valores más bajos que en contenidos hídricos intermedios y óptimos.

III.II.- RESPUESTA DE LA FOTOSÍNTESIS NETA FRENTE A LA LUZ Y LA TEMPERATURA PARA UN CONTENIDO HÍDRICO ÓPTIMO DEL TALO

INTRODUCCIÓN.

El sureste de la Península Ibérica, y en concreto la provincia de Almería, es la zona europea de mayor aridez, caracterizada por la escasez de precipitaciones (menos de 250 mm al año, Font Tullot, 1983), y por sus altas temperaturas (17-21 ° C de media). Sin embargo, en esta región árida existen dos zonas claramente diferenciadas: una banda costera (el Cabo de Gata), y un área continental (Desierto de Tabernas).

En ambas zonas no sólo las altas temperaturas, sino también y en mayor medida la falta de agua líquida, dificultan el desarrollo de los vegetales vasculares. Sin embargo, organismos poiquilohídricos como los líquenes abundan en estos ecosistemas áridos, pudiendo encontrar no sólo numerosos líquenes crustáceos, sino también macrolíquenes de los géneros *Teloschistes*, *Ramalina*, *Parmelia* y *Cladonia* entre otros (Egea & Llimona, 1981). Probablemente estos líquenes, para poder desarrollarse en un medio caracterizado por las condiciones de aridez, presentan adaptaciones que les permiten obtener óptimos de fotosíntesis para elevados valores de luz y temperatura, así como aprovechar de forma efectiva fuentes de hidratación distintas a la precipitación en forma de agua líquida, como la humedad atmosférica, la niebla y el rocío, tal y como se ha observado que ocurre en otros líquenes desérticos (Lange et al., 1970a; Nash et al., 1977, 1979; Kappen et al., 1980; Kappen, 1988).

En este trabajo se presenta un estudio ecofisiológico de dos líquenes fruticulosos típicos y abundantes en el sureste semiárido de la Península Ibérica, pero de autoecología claramente diferenciada: *Teloschistes lacunosus* (Rupr.) Sav. y *Ramalina bourgeana* Nyl. La primera, es una especie terrícola vagante, (a veces epífita), típica de las comunidades gipsícolas del Desierto de Tabernas en la provincia de Almería

(Gutiérrez & Casares, 1994). En cambio, *R. bourgeana* es una especie saxícola frecuente en los roquedos cercanos al mar en la zona del Cabo de Gata (Egea & Llimona, 1983).

En las últimas décadas se han llevado a cabo numerosas investigaciones ecofisiológicas sobre líquenes desérticos como *R. maciformis* del Desierto del Negev (Lange, 1969; Lange et al., 1970a; Kappen et al., 1979, 1980), *T. capensis* del Desierto de Namibia (Lange et al., 1990), y *T. lacunosus* del Desierto del Negev (Lange et al., 1970a; Palmer & Friedmann, 1990; Scheidegger et al., 1995). Sin embargo es destacable que hasta el momento no se hayan planteado estudios ecofisiológicos sobre líquenes de las zonas áridas mediterráneas, donde la biomasa y diversidad líquénica son especialmente notables. Por este motivo se ha seleccionado para este trabajo la región costera del Cabo de Gata y la región continental del Desierto de Tabernas, que además actualmente se encuentran, en parte, protegidas bajo la figura de Parque Natural, lo que ha contribuido a preservar magníficas comunidades de líquenes saxícolas y terrícolas.

En este capítulo se han determinado los óptimos de luz, temperatura e hidratación para la FN de las dos especies mencionadas, dando así un nuevo paso en la comprensión de la estrategia adaptativa de estas especies al macroclima semiárido continental y al macroclima semiárido costero en el que se desarrollan. A su vez, al trabajar con especies de localidades con distintas características microclimáticas y ecológicas, se han podido comprobar las posibles adaptaciones fisiológicas al microhábitat.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Para medir la respuesta de la FN frente a la luz (PPFD) y la temperatura (T^a) se ha utilizado el mismo sistema de Minicubeta descrito en el apartado de material y métodos de la primera parte de este capítulo. El tratamiento de las muestras durante los días previos al comienzo de los experimentos fue el mismo que se llevó a cabo en los estudios de caracterización de la relación entre la FN y el contenido hídrico del talo, ya que los talos utilizados para dicho experimento se emplearon a continuación para llevar a cabo las medidas que ahora se describen, también en la Estación Biogeológica del Ventorrillo.

Las temperaturas utilizadas durante la realización de estas medidas han sido 0, 5, 10, 15, 20, 25 y 30 ° C. Para cada una de estas temperaturas, las PPFD a las que se midió el intercambio gaseoso de CO_2 fueron 25, 50, 100, 200, 400, 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las distintas PPFD se obtuvieron con la fuente de luz fría ya mencionada en el apartado de material y métodos de la primera parte de este capítulo. Para cada temperatura también se determinó la respiración del talo.

Antes de comenzar la medida para cada una de las combinaciones de PPFD y temperatura antes indicadas, los líquenes se hidrataron mediante pulverización con agua destilada y se agitaron suavemente para eliminar el exceso de agua superficial. A continuación se introdujeron en la cubeta de medida, en la que previamente se habían fijado las condiciones de PPFD y T^a deseadas, y se registró la FN cada dos minutos (a medida que el talo se iba deshidratando), hasta alcanzar el valor máximo que fue el que se consideró válido. En este punto también se midió la hidratación del talo pesándolo en una balanza de precisión MK-50 con el fin de poder determinar la hidratación óptima del talo para la FN bajo distintas condiciones de luz y temperatura. Cada vez que el talo se retiraba de la cubeta para realizar una pesada, se comprobó el punto cero para el CO_2 excluyendo automáticamente a la cubeta de la corriente de aire y haciendo pasar el gas de referencia por el canal de medida y el de referencia del analizador. Para una

temperatura dada las medidas siempre se realizaron desde la PPFD más baja hacia la más alta.

Este experimento se ha llevado a cabo con tres muestras de cada especie.

Las medidas de respiración para cada temperatura se tomaron a los 15 minutos de encontrarse el liquen en oscuridad en estado de máxima hidratación.

EVALUACIÓN DE DATOS.

Los valores de fotosíntesis neta (FN) y respiración (R) obtenidos a partir de la cubeta de medida han sido referidos a peso seco y a contenido en clorofilas, y se han expresado en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg. p.s.}^{-1} \text{ s}^{-1}$ y $\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1}$ respectivamente según las fórmulas:

$$\begin{aligned}\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg p.s.}^{-1} \text{ s}^{-1} &= F \times \text{PPM} / 60 \times 22.4 \times P \\ \text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} &= F \times 60 \times \text{PPM} \times 10^{-6} \times 44.011 / 22.4 \times \text{chl}\end{aligned}$$

Siendo:

- F flujo de aire en la cubeta expresado en ml min^{-1}
- PPM dato de intercambio gaseoso obtenido en partes por millón para cada talo y para cada combinación de PPFD/temperatura
- P Peso seco estándar del talo expresado en g
- chl contenido en clorofila del talo expresado en mg

Cada uno de los talos utilizados en los estudios de intercambio gaseoso de CO_2 , fue dividido en dos partes. Una de ellas se empleó para el cálculo del peso seco del liquen, y la otra para realizar la extracción de clorofilas.

Para obtener el peso seco se introdujo la muestra en estufa durante 24 horas a $100\text{-}105^\circ \text{C}$.

El contenido en clorofilas se calculó siguiendo el método de Barnes et al. (1992):

- * Las muestras procedentes de cada uno de los talos utilizados para los estudios de intercambio gaseoso se trocearon y se dividieron en partes de 50 mg cada una. Dichas partes fueron sometidas a 6 lavados de 1 minuto con acetona al 100 % saturada en CaCO_3 . Los lavados con acetona se realizan con el fin de eliminar las sustancias liquénicas de carácter ácido que podrían provocar la degradación de la clorofila durante el proceso de extracción (Brown & Hooker, 1977; Barnes et al., 1992).
- * A continuación se añadieron 10 ml del agente extractor que en este caso fue el Dimetilsulfóxido (DMSO), que ha sido probado como un eficaz y ventajoso extractor de clorofilas en líquenes frente al método tradicional con acetona (Barnes et al., 1992). El DMSO también se empleó saturado con CaCO_3 al igual que la acetona. Es recomendable adicionar carbonatos al medio de lavado y al agente extractor ya que se ha observado que tras el lavado de los talos con acetona al 100 % todavía permanecen en el talo suficientes ácidos liquénicos como para causar una degradación significativa de la clorofila. Sin embargo la adición de carbonatos reduce de forma importante la degradación de la clorofila aumentando la cantidad de clorofila extraída (Barnes et al., 1992). Además, la adición de carbonatos también neutraliza la acidez propia de los reactivos que también podría inducir la degradación de la clorofila. Además impide la quelación del magnesio de la molécula de clorofila.
- * Después las muestras se incubaron a 60 ° C durante 40-45 minutos con el fin de maximizar la extracción. La incubación se llevó a cabo en oscuridad para evitar la degradación de la clorofila por la luz.
- * Los extractos obtenidos se dejaron enfriar hasta temperatura ambiente, (que no puede ser inferior a 18 ° C, ya que ésta es la temperatura de congelación del DMSO), y en oscuridad. A partir de los extractos se leyó la absorbancia a 664.9, 648.2, 435, y 415 nm con un Espectrofotómetro UVIKON 930 (Kontron Instruments) de doble haz que

le permite un rango de longitud de onda de 190-900 nm, cuya precisión en la misma es de 0.1 nm. La turbidez de los extractos se comprobó a 750 nm. Como blanco se utilizó DMSO saturado en CaCO_3 . Las concentraciones de clorofila a y b se calcularon mediante las ecuaciones (Barnes et al., 1992):

$$C_a = 14.85 A^{664.9} - 5.14 A^{648.2}$$

$$C_b = 25.48 A^{648.2} - 7.36 A^{664.9}$$

Para evaluar el estado de los pigmentos se utilizó el cociente de feofitinización (PQa = OD 435 / OD 415) que es una expresión fiable del ratio clorofila a / feofitina, utilizada para valorar el nivel de degradación de la clorofila hacia feofitina en los extractos (Ronen & Galun, 1984; Manrique et al., 1989; Balaguer & Manrique, 1991).

El análisis estadístico de los datos se ha realizado mediante el test no paramétrico denominado Mann-Whitney Rank Sum Test, con el fin de establecer las diferencias estadísticamente significativas entre parámetros cuando sólo se tienen dos grupos experimentales. En aquellos casos en que los grupos experimentales han pasado el test de normalidad y se ha comprobado que tienen varianzas iguales se ha aplicado el test t-student. Para llevar a cabo éstos análisis se ha utilizado el programa estadístico SIGMA STAT 2.0.

Las gráficas y ajustes que se muestran en el trabajo se han realizado utilizando el programa SIGMA PLOT 4.0.

Las curvas de respuesta de la FN y R frente a la temperatura para distintas PPFD se realizaron ajustando los puntos a una regresión polinomial de segundo grado (Paterson et al., 1983; Sonesson, 1986; Kappen et al., 1988; Schroeter, 1991). A partir de las curvas ajustadas, y para cada una de las PPFD estudiadas, se calcularon el punto de compensación de temperatura (T_c) y la temperatura óptima para la FN (T_{opt}), como el punto en el que la curva de regresión corta a la línea cero y como el punto en el cual la primera derivada de la regresión se hace cero respectivamente. Para cada PPFD

estudiada, se ha tomado como fotosíntesis neta máxima (FN_{max}), la FN medida en el sistema de intercambio gaseoso a la temperatura óptima para la FN.

Las curvas de respuesta de FN frente a la PPFD para distintas temperaturas se ajustaron según la función exponencial (Schroeter, 1991; Schroeter et al., 1994):

$$FN_{(I)} = FN_{m\acute{a}x_{(I)}} - (FN_{m\acute{a}x_{(I)}} - R) \exp(-aI)$$

Siendo:

$FN_{(I)}$ tasa de fotosíntesis neta frente a la PPFD

$FN_{m\acute{a}x_{(I)}}$ tasa de fotosíntesis neta máxima medida para una PPFD determinada

R tasa respiratoria en oscuridad

a parámetro empírico dependiente de la temperatura

I PPFD expresada en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

El punto de saturación de luz (I_s) para cada temperatura considerada se ha fijado en la radiación correspondiente al comienzo de la parte plana de la curva, en la que un aumento de radiación no se corresponde - o sólo se corresponde ligeramente - con un aumento en la respuesta fotosintética. I_s se ha calculado a partir de la curva ajustada para cada temperatura, considerando el punto de saturación de luz aquel en el que la FN de la curva ajustada alcanza el 99.5 % del máximo valor de FN medido en los experimentos. La FN medida en el punto de saturación de luz se ha tomado como FN máxima.

El punto de compensación de luz (I_c), definido como la PPFD en la cual la asimilación fotosintética de CO_2 y la liberación de CO_2 respiratorio se equilibran (Larcher, 1995), se ha calculado ajustando una regresión polinómica de segundo grado con los cuatro valores de FN más cercanos a cero (los dos últimos negativos y los dos primeros positivos). Se tomó I_c como el punto en el que la curva de regresión corta la línea cero.

RESULTADOS.

RESPUESTA DE LA FN FRENTE A LA TEMPERATURA PARA DISTINTOS PPFD.

La figura 40 muestra la respuesta de la fotosíntesis neta (FN), referida a peso seco y a contenido en clorofilas, frente a la temperatura (T^a) para distintas PPFD en *T. lacunosus* y *R. bourgeana* para un contenido hídrico óptimo del talo. También se muestra la respuesta de la respiración (R) frente a la T^a . Los parámetros obtenidos a partir de estas curvas se resumen en las tablas 11 y 12.

ESTUDIO DE LA TEMPERATURA ÓPTIMA (T_{opt}) PARA LA FOTOSÍNTESIS NETA.

En ambas especies se puede observar que tanto cuando la FN es referida a peso seco como cuando es referida a contenido en clorofila, se produce un aumento de la T_{opt} a medida que aumenta la PPFD de trabajo. Asimismo, *T. lacunosus* ha presentado valores más altos de T_{opt} a las distintas PPFD utilizadas excepto a PPFD medias (100-200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en las que la T_{opt} para la FN fue muy parecida en ambas especies.

A elevadas temperaturas (20-25-30 ° C), *R. bourgeana* se ha mostrado menos productiva y eficiente que *T. lacunosus*. La tabla 13 muestra la tasa fotosintética referida a peso seco y a contenido en clorofilas medida a 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para cada una de las especies a elevadas temperaturas. Se observa que estas tasas han sido notablemente más bajas en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*.

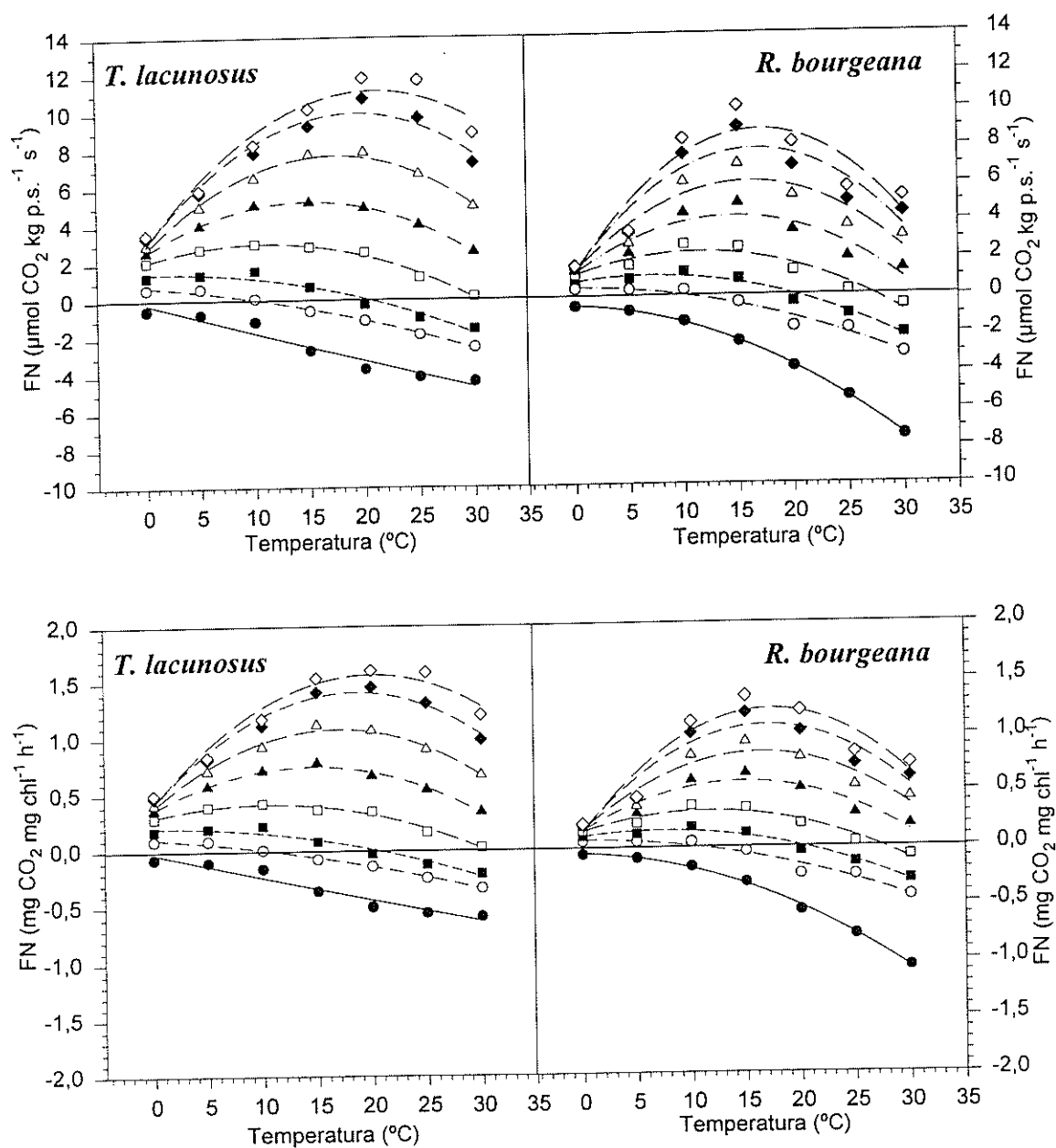


Figura 40. Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) frente a la temperatura (T^a) para distintas intensidades de luz. Cada punto representa la media de tres réplicas. Cada símbolo representa un nivel distinto de PPFD:

- | | | | |
|---|---|---|--|
| ● | 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ | ▲ | 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ |
| ○ | 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ | △ | 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ |
| ■ | 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ | ◆ | 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ |
| □ | 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ | ◇ | 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ |

TABLA 11: Puntos de compensación de temperatura (T_c), tasas de fotosíntesis neta máxima (FNmax), y temperaturas óptimas para la fotosíntesis neta (T_{opt}) obtenidas a distintos PPFD en *T. lacunosus*. El primer valor de cada par son los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a peso seco, y el segundo valor corresponde a los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a contenido en clorofila. También se indican los valores de los coeficientes de regresión (r^2) obtenidos al ajustar los puntos obtenidos para cada PPFD a una regresión polinómica de segundo grado.

PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)								
	0	25	50	100	200	400	800	1200
T_c ($^{\circ}\text{C}$)		10.8/10.6	20.7/20.5	>30/>30	>30/>30	>30/>30	>30/>30	>30/>30
FNmax								
($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$)	-4.31	0.65	1.60	3.03	5.25	7.91	10.79	11.86
($\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{h}^{-1}$)	-0.59	0.09	0.22	0.43	0.78	1.12	1.46	1.61
T_{opt} ($^{\circ}\text{C}$)	30/30	5/5	10/10	10.9/10.5	14.9/14.6	17.4/16.9	19.3/18.5	20.9/20.0
r^2	0.9461/ 0.9499	0.9916/ 0.9925	0.9577/ 0.9561	0.9850/ 0.9782	0.9976/ 0.9843	0.9837/ 0.9840	0.9558/ 0.9704	0.9492/ 0.9607

TABLA 12: Puntos de compensación de temperatura (T_c), tasas de fotosíntesis neta máxima (FNmax), y temperaturas óptimas para la fotosíntesis neta (T_{opt}) obtenidas a distintos PPFD en *R. bourgeana*. El primer valor de cada par son los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a peso seco, y el segundo valor corresponde a los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a contenido en clorofila. También se indican los valores de los coeficientes de regresión (r^2) obtenidos al ajustar los puntos obtenidos para cada PPFD a una regresión polinómica de segundo grado.

PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)								
	0	25	50	100	200	400	800	1200
T_c ($^{\circ} \text{C}$)		10.7/10.3	20.3/20.0	27.4/27.3	>30/>30	>30/>30	>30/>30	>30/>30
FNmax								
($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$)	-7.44	*	1.31	2.74	4.90	7.00	9.01	10.11
($\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{h}^{-1}$)	-1.06	*	0.17	0.36	0.65	0.93	1.19	1.34
T_{opt} ($^{\circ} \text{C}$)	30/30	<0/<0	7.0/7.2	11.4/11.6	14.6/14.9	16.1/16.4	16.7/17.0	17.0/17.4
r^2	0.9997/ 0.9978	0.9626/ 0.9559	0.9684/ 0.9709	0.9084/ 0.9299	0.8406/ 0.8750	0.8295/ 0.8709	0.8413/ 0.8810	0.8463/ 0.8811

* Valores que han quedado fuera del rango de medida (entre 0 y 30°C)

TABLA 13: Tasa fotosintética registrada en *T. lacunosus* y en *R. bourgeana* a elevadas temperaturas y PPFD de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El primer valor de cada par muestra la FN referida a peso seco y expresada en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$. El segundo valor de cada par muestra la FN referida a contenido en clorofilas y expresada en $\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Especie		
Temperatura ($^{\circ} \text{C}$)	<i>T. lacunosus</i>	<i>R. bourgeana</i>
20 $^{\circ} \text{C}$	11.86/1.61	8.15/1.21
25 $^{\circ} \text{C}$	11.73/1.59	5.73/0.84
30 $^{\circ} \text{C}$	8.91/1.20	5.25/0.74

Además, para una PPFD determinada, en *T. lacunosus* se observa que los valores de FN obtenidos a temperaturas moderadas (10-15 ° C), prácticamente no varían respecto a los medidos a temperaturas más altas (20-25 ° C). Incluso cuando se trabaja con PPFD altas, las tasas fotosintéticas son más elevadas a 25 ° C que a 10 ° C. En cambio, en *R. bourgeana*, los valores de FN obtenidos a 20-25 ° C experimentan un descenso importante con respecto a las tasas medidas para esa misma PPFD a 10-15 ° C. Así, cuando se consideran las tasas fotosintéticas referidas a peso seco se observa que:

- Para una PPFD de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la tasa fotosintética registrada en *T. lacunosus* a 25 ° C fue sólo un 23.7 % más baja que la registrada a 15 ° C, mientras que en *R. bourgeana* la FN medida a 25 ° C fue un 60.58 % más baja que la medida a 15 ° C.

- Para una PPFD de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la tasa fotosintética de *T. lacunosus* registrada a 25 ° C fue un 13.9 % más baja que la tasa medida a 15 ° C. En *R. bourgeana* fue un 47.52 % más baja la FN registrada a 25 ° C que la registrada a 15 ° C.

- Para una PPFD de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la FN medida en *T. lacunosus* a 25 ° C ya fue un 4.11 % más alta que la medida a 15 ° C, mientras que en *R. bourgeana* la tasa a 25 ° C fue un 44.25 % más baja que a 15 ° C.

- Para una PPFD de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en *T. lacunosus* se observó un incremento del 12.93 % en la tasa fotosintética medida a 25 ° C con respecto a la registrada a 15 ° C. En *R. bourgeana* la tasa medida a 25 ° C todavía fue un 43.25 % más baja que la tasa a 15 ° C.

Si hacemos esta misma comparación para PPFD bajas ($25\text{-}50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), se observa el mismo resultado pero con menos diferencias. Cuando las tasas fotosintéticas se refieren a contenido en clorofila, se encuentran las mismas tendencias aunque los porcentajes de descenso o ascenso de la FN entre 15 ° C y 25 ° C son un poco diferentes a los indicados arriba.

Por tanto, para una PPFD determinada, *T. lacunosus* ha mostrado un rango más amplio de temperatura durante la cual las tasas de FN, aunque no son máximas, se mantienen al menos en un 75 % del máximo.

Todo esto parece reflejar una mejor adaptación de *T. lacunosus* a temperaturas más altas.

Las tasas de FN máxima han sido un poco más elevadas en *T. lacunosus* tanto cuando fueron referidas a peso seco como cuando fueron referidas a contenido en clorofila. Sin embargo no se puede considerar que estas diferencias sean estadísticamente significativas.

PUNTOS DE COMPENSACIÓN DE TEMPERATURA (T_c).

En ambas especies el punto de compensación de temperatura inferior, a las distintas PPFD estudiadas, se encontró por debajo de 0 ° C por lo que no se alcanzó dentro del rango de medida.

El punto de compensación de temperatura superior aumentó al aumentar la PPFD utilizada, de tal forma que sólo a bajas PPFD se han registrado puntos de compensación de temperatura superior dentro del rango de medida (con un valor inferior a 30 ° C). En *T. lacunosus* este punto se registró a 10.8 ° C y a 20.7 ° C a 25 y 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente. En *R. bourgeana* los T_c superiores se midieron a 10.7 ° C, 20.3 ° C y 27.4 ° C para PPFD de 25, 50 y 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente.

El coeficiente de correlación r^2 ha presentado en general valores bastante altos, si bien en *R. bourgeana* se puede observar una disminución de dichos valores a medida que se aumenta la PPFD. Esto es debido a que para PPFD moderadas y altas, esta especie presenta un aumento muy marcado de la FN al pasar de 10 ° C a 15 ° C, y una disminución al subir de 15 ° C a 20 ° C.

La tabla 14 muestra los resultados obtenidos en el estudio de la respuesta de la respiración frente a la temperatura para cada una de las especies estudiadas. Es muy llamativo el hecho de que para altas temperaturas y elevados contenidos hídricos del talo, en *T. lacunosus* las tasas respiratorias son mucho más bajas que en *R. bourgeana* y más bajas de las que en general presentan los líquenes a esas temperaturas.

TABLA 14. Respuesta de la respiración frente a la temperatura en *T. lacunosus* y *R. bourgeana*. Los valores indicados han sido referidos a peso seco y expresados en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$.

	T (° C)						
	0	5	10	15	20	25	30
<i>T. lacunosus</i>	-0.474	-0.714	-1.093	-1.841	-3.641	-4.07	-4.313
<i>R. bourgeana</i>	-0.494	-0.75	-1.331	-2.407	-3.779	-5.354	-7.443

RESPUESTA DE LA FN FRENTE A LA PPFD PARA DISTINTAS
TEMPERATURAS.

La figura 41 muestra la respuesta de la FN, (referida a peso seco y a contenido en clorofilas), frente a la PPFD a distintas temperaturas en *T. lacunosus* y *R. bourgeana* para un contenido hídrico óptimo del talo. Los parámetros obtenidos a partir de estas gráficas se muestran en las tablas 15 y 16.

TABLA 15: Puntos de saturación de luz (I_s), tasas de fotosíntesis neta máximas (FNmax), y puntos de compensación de luz (I_c) obtenidos a distintas temperaturas en *T. lacunosus*. El primer valor de cada par son los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a peso seco, y el segundo valor corresponde a los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a contenido en clorofila. También se indican los valores de los coeficientes de regresión (r^2) obtenidos al ajustar los puntos obtenidos a la función exponencial indicada en material y métodos.

T (° C)							
	0	5	10	15	20	25	30
Is ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	580/580	790/780	1030/1030	1120/>1200	>1200	>1200	>1200
FNmax							
($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$)	3.55	5.90	8.33	10.22	-----	-----	-----
($\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{h}^{-1}$)	0.50	0.84	1.18	-----	-----	-----	-----
Ic ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	9.4/9.4	11.7/12.1	22.6/23.6	35.2/36.7	47.6/47.6	69.4/69.4	94/94
r²	0.969/0.969	0.990/0.991	0.991/0.992	0.990/0.993	0.987/0.986	0.985/0.984	0.987/0.987

TABLA 16: Puntos de saturación de luz (I_s), tasas de fotosíntesis neta máximas (FNmax), y puntos de compensación de luz (I_c) obtenidos a distintas temperaturas en *R. bourgeana*. El primer valor de cada par son los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a peso seco, y el segundo valor corresponde a los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a contenido en clorofila. También se indican los valores de los coeficientes de regresión (r^2) obtenidos al ajustar los puntos obtenidos a la función exponencial indicada en material y métodos.

T (° C)							
	0	5	10	15	20	25	30
Is ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	330/330	690/680	1180/1180	>1200	1200/1190	870/870	780/780
FNmax							
($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$)	1.65	3.47	8.39	-----	8.15	5.74	5.25
($\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{h}^{-1}$)	0.21	0.44	1.12	-----	1.21	0.84	0.74
Ic ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	11.9/11.7	15.4/15.8	19.3/19.1	32.3/32.4	61.1/61.2	87.9/88.6	126.6/130.7
r²	0.983/0.983	0.972/0.973	0.982/0.983	0.983/0.983	0.976/0.976	0.946/0.945	0.942/0.941

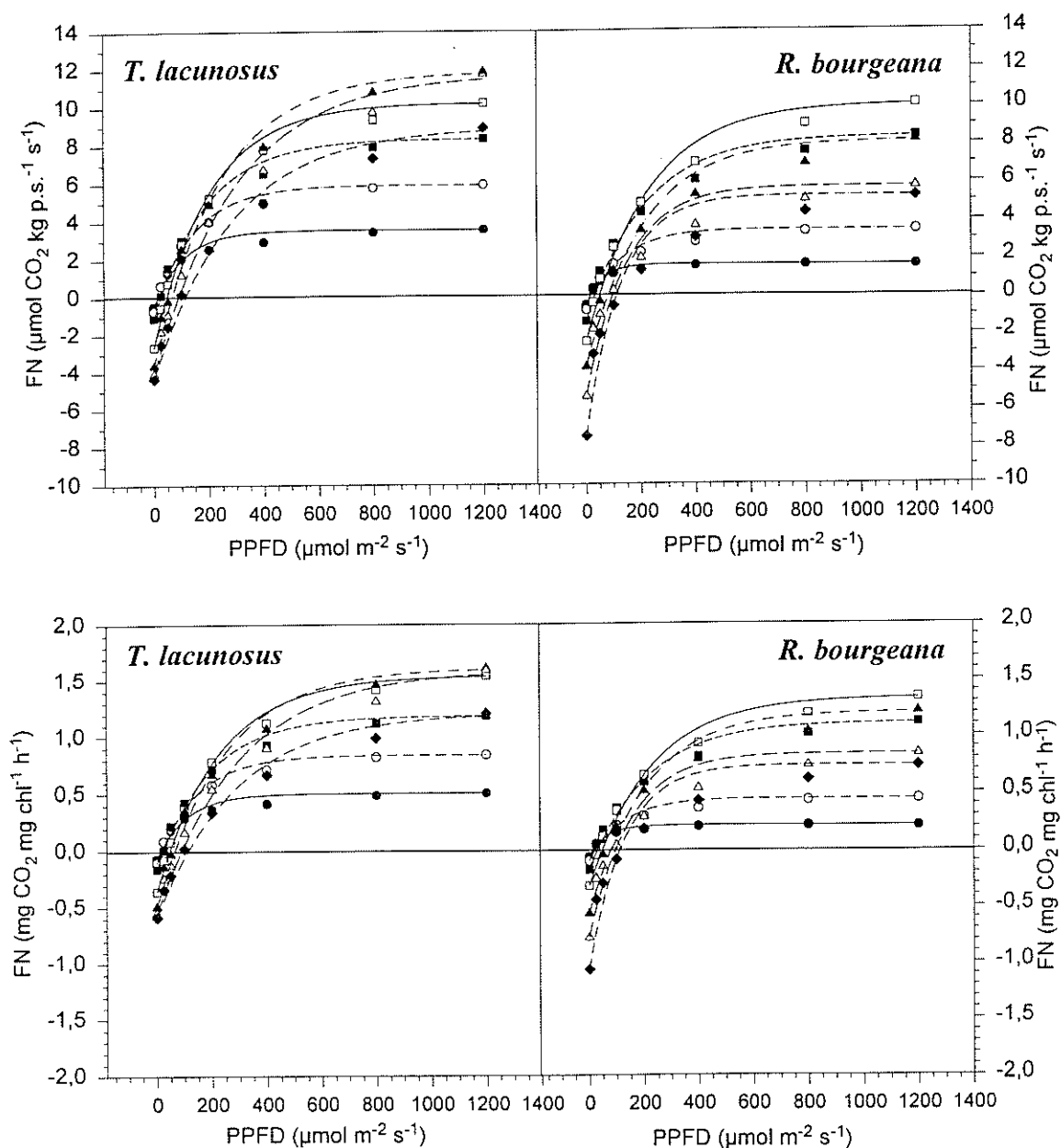


Figura 41. Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) frente a la luz (PPFD) a distintas temperaturas. Cada punto representa la media de tres réplicas.

Cada símbolo representa una temperatura: ● 0°C ○ 5°C
 ■ 10°C □ 15°C ▲ 20°C △ 25°C ◆ 30°C

TASAS DE FOTOSÍNTESIS NETA MÁXIMA (FN_{max}).

En *T. lacunosus* las curvas de respuesta de la FN frente a la PPFD a distintas temperaturas han mostrado un aumento de las tasas de FN_{max} al aumentar la temperatura desde 0 ° C hasta 20-25 ° C (T_{opt}). Sin embargo a 30 ° C se observó una disminución de dichas tasas. En *R. bourgeana* las tasas de FN_{max} aumentaron desde 0 ° C hasta 15 ° C (T_{opt}). A partir de 20 ° C las tasas comenzaron de nuevo a disminuir mostrando a 30 ° C una tasa de FN_{max} más baja que a 10 ° C.

Las tasas de FN_{max} fueron mayores en *T. lacunosus* que en *R. bourgeana* para todas las temperaturas estudiadas excepto a 10-15 ° C en que las tasas de FN_{max} fueron similares en ambas especies.

PUNTO DE COMPENSACIÓN DE LUZ (I_c).

En las dos especies estudiadas el punto de compensación de luz ha ido aumentando al aumentar la temperatura, de manera que a partir de 20 ° C han presentado puntos de compensación de luz bastante altos, (del orden de 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en *T. lacunosus* y de 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en *R. bourgeana*). Para temperaturas comprendidas entre 0 ° C y 15 ° C, los puntos de compensación de luz fueron muy parecidos en ambas especies, pero a partir de 20 ° C han sido notablemente más altos en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*.

PUNTO DE SATURACIÓN DE LUZ (I_s).

El punto de saturación de luz en *T. lacunosus* se situó entre 600 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para temperaturas comprendidas entre 0 ° C y 15 ° C. A temperaturas más elevadas no se observó saturación de luz dentro del rango de medida, es decir, I_s se encontró por encima de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En cambio, los talos de *R. bourgeana* alcanzaron la saturación de luz antes de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en todas las temperaturas estudiadas excepto a 15 ° C.

Para todas las temperaturas estudiadas, excepto a 10 ° C y 15 ° C, *R. bourgeana* alcanzó la saturación con PPFD más bajas que *T. lacunosus*.

Si se observan las curvas de FN frente a la PPFD, a simple vista puede dar la impresión de que se ha alcanzado el punto de saturación de luz en aquellas en las que se ha indicado que no se ha alcanzado. Esto es debido a que I_s , sin haber llegado a alcanzarse, se encuentra próximo a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Es decir, si se hubiera medido la FN para PPFD un poco más altos de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en seguida se hubiera alcanzado I_s . Por eso, ese aspecto casi plano de la última parte de algunas curvas, no indica todavía la llegada al punto de saturación, pero sí una proximidad al mismo.

El coeficiente de correlación r^2 ha presentado en general valores bastante altos.

Los resultados descritos para FN_{max} , I_c , e I_s se observan tanto cuando la FN es referida a peso seco como cuando es referida a contenido en clorofila.

CONTENIDO EN CLOROFILAS.

Se ha calculado también el contenido en clorofilas de las dos especies estudiadas, y se ha expresado en mg de clorofila / g peso seco estándar del talo (mg / g p.s.⁻¹). En la tabla 17 se muestra el contenido en clorofila a, clorofila b, clorofila a+b y cociente clorofila a/b de *T. lacunosus* y *R. bourgeana*.

Aunque *R. bourgeana* presenta valores un poco más elevados de clorofila a, b, a+b, así como un cociente clorofila a/b un poco más alto que *T. lacunosus*, no se puede considerar que las diferencias sean estadísticamente significativas. Es decir, ambas especies han presentado contenidos de clorofila similares.

TABLA 17: Contenido en clorofilas de *T. lacunosus* y *R. bourgeana*. El número de muestras utilizadas en *T. lacunosus* ha sido 9 y en *R. bourgeana* 8. En la tabla se muestra el valor medio de todas las muestras utilizadas en cada una de las especies. Junto con la media aparece la desviación estándar.

	Chl a (mg p.s. ⁻¹)	Chl b (mg p.s. ⁻¹)	Chl a+b (mg p.s. ⁻¹)	Chl a/b
<i>T. lacunosus</i>	0.890 ± 0.07	0.171 ± 0.014	1.070 ± 0.09	5.24±0.18
<i>R. bourgeana</i>	0.998 ± 0.06	0.183 ± 0.010	1.180 ± 0.06	5.47±0.14

DISCUSIÓN.

En el estudio de la FN y la respiración frente a la T^a se han encontrado diferencias entre las dos especies estudiadas. Los resultados de los experimentos realizados en el laboratorio han mostrado que para las distintas PPFD estudiadas, excepto a 100-200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la T^a_{opt} para la FN ha sido más elevada en *T. lacunosus* que en *R. bourgeana*. Para una PPFD de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, *T. lacunosus* ha presentado su temperatura óptima para la FN alrededor de 20-25 ° C, mientras que en *R. bourgeana* la temperatura óptima para la FN se registró alrededor de 15 ° C.

Además se ha observado que, para una PPFD constante, *T. lacunosus* ha presentado tasas más altas de FN para elevadas temperaturas (mayores de 20 ° C), que *R. bourgeana*.

T. lacunosus se ha caracterizado también por presentar un rango de T^a óptima más amplio que *R. bourgeana*. Para una PPFD dada, en *T. lacunosus* los valores de FN entre 10-15 ° C y 25 ° C varían poco, mientras que en *R. bourgeana*, sobre todo a PPFD medias y altas se producen importantes caídas del valor de FN a 20-25 ° C con respecto al encontrado a 10-15 ° C.

Cuando se compara la T^a óptima para la FN registrada en las dos especies estudiadas en este trabajo con la T^a óptima de otras especies líquénicas pertenecientes a distintos hábitats, se observa que *T. lacunosus* ha presentado su óptimo en el intervalo registrado en líquenes tropicales y de desiertos cálidos (Lange, 1953, 1969; Matthes-Sears et al., 1987; Larcher, 1995). En cambio, la T^a óptima para la FN registrada en los talos de *R. bourgeana* es más parecida a la de líquenes de regiones frías y de montaña (Bliss & Hadley, 1964; Kappen & Redon, 1987; Sancho & Kappen, 1989; Larcher, 1995).

Estas diferencias observadas en el comportamiento de la FN frente a la temperatura parecen mostrar una mejor adaptación de *T. lacunosus* a temperaturas más altas, lo cual se puede relacionar con las temperaturas a las que están sometidas cada una de las especies estudiadas durante sus periodos de actividad, es decir parte de la noche y

las primeras horas de la mañana al igual que otros líquenes fruticulosos característicos de desiertos cálidos, como *R. maciformis* del Desierto del Negev (Lange et al., 1989; Lange et al., 1970a; Kappen et al., 1979, 1980), o *Teloschistes capensis* del Desierto de Namibia (Lange et al., 1990).

A partir de los estudios microclimáticos realizados en las localidades propias de cada una de las especies estudiadas, (capítulo II), y considerando que *R. bourgeana* es capaz de activar su metabolismo cuando la HR del aire durante la noche es superior al 90 %, tal y como se ha observado en otras especies del género *Ramalina* (Lange, 1969; Lange et al., 1970a; Pintado, 1996), hemos estimado las condiciones T^a y PPFD a la que está sometido este líquen para cada T^a durante sus periodos de actividad en el campo. Igualmente, tal y como se explica en el capítulo V de esta Tesis, y basándonos en estudios de fluorescencia en el campo hemos estimado también las condiciones de T^a y PPFD a las que están sometidos los talos de *T. lacunosus* durante los periodos en que se encuentra húmedo y activo en el campo. De esta forma hemos podido correlacionar las diferencias encontradas en el laboratorio con diferencias en las condiciones de T^a y PPFD a las que está sometida cada una de las especies durante sus periodos de actividad.

Estas estimaciones parecen indicar que los talos de *R. bourgeana* situados en los espolones de las rocas de localidades cercanas al mar, raramente se encuentran sometidos a temperaturas medias superiores a 20 ° C durante sus periodos de actividad. Incluso en los periodos en que los talos húmedos están sometidos a elevada PPFD ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), la temperatura media de los talos fue cercana a 18 ° C, lo cual se correlaciona muy bien con el óptimo observado en el laboratorio para elevadas PPFD. Si bien, como se ha explicado anteriormente, estos líquenes se encuentran activos principalmente a primeras horas de la mañana con PPFD bajas (hasta $100\text{-}150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), y temperaturas medias de aproximadamente 13 ° C según se ha observado durante el periodo de medida de las condiciones microclimáticas a las que estaban sometidos los líquenes a las distintas horas del día. Si se comparan las condiciones de luz y temperatura bajo las cuales estos líquenes están activos con las temperaturas óptimas para la FN medidas a las distintas PPFD en el laboratorio (figura 39), se observa, que excepto para PPFD muy bajas (menores de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), las temperaturas óptimas para la FN a PPFD bajas se encuentran alrededor

de 10 ° C, lo cual coincide en gran medida con la T^a media de los talos en horas de actividad.

En el caso de *T. lacunosus*, para bajas PPFD a las que principalmente se encuentran sometidos los talos durante las horas de actividad (hasta 100-200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), las temperaturas de los talos se encontraron alrededor de 12 ° C coincidiendo con el óptimo de T^a para la FN medido en el laboratorio a las PPFD indicadas. Sin embargo, en el caso de *T. lacunosus* y a diferencia de lo sucedido en *R. bourgeana*, hemos observado un ascenso llamativo de las temperaturas medias a las que han estado sometidos los talos a medida que aumenta la PPFD durante sus periodos de actividad. Así, en los periodos en que han llegado a estar activos con una PPFD de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la T^a media de los talos fue de cercana a 25 ° C.

Es decir, en ambas especies las temperaturas óptimas para la FN a las distintas PPFD estudiadas bajo condiciones controladas en el laboratorio parecen reflejar las temperaturas medias a las que se encuentran sometidos los talos durante los periodos en que están húmedos y activos.

En el estudio de la respuesta de la respiración frente a la T^a se ha observado que en *R. bourgeana* al aumentar la T^a , van aumentando las tasas respiratorias, llegando a ser elevadas a altas temperaturas (25-30 ° C). En cambio *T. lacunosus* ha presentado tasas de respiración reducidas incluso con talos muy hidratados y altas temperaturas. Al comparar las tasas respiratorias de *T. lacunosus* y *R. bourgeana* con las de otras especies, vemos que las de *T. lacunosus* son muy parecidas a las observadas en el liquen desértico *R. maciformis* a 25 ° C y 30 ° C (Lange, 1969), mientras que las de *R. bourgeana* son del mismo orden que las registradas a 25-30 ° C en algunos líquenes de regiones más frías como las especies alpinas o de alta montaña de los géneros *Umbilicaria* y *Lasallia* estudiadas por Sancho & Kappen (1989), y por Sancho et al. (1997b). Sin embargo, si se estudia la relación FN/R a 15 ° C, que es un parámetro indicativo de las condiciones del hábitat (Sancho & Kappen, 1989), se observa que tanto en *T. lacunosus* como en *R. bourgeana* muestra valores superiores a 3. Esta respuesta es característica de especies desérticas. En los líquenes de regiones más frías esta relación es inferior a 3 (Sancho & Kappen, 1989).

Estas diferencias encontradas en la tasa respiratoria a altas temperaturas explican el desplazamiento de la T^a óptima para la FN en *R. bourgeana* hacia T^a más bajas que en *T. lacunosus*, así como las mayores tasas fotosintéticas de *T. lacunosus* a altas temperaturas. El aumento de la respiración con la T^a en *R. bourgeana* provoca una disminución de la FN a altas temperaturas, lo cual desplaza la T^a óptima para la FN hacia valores más bajos de los que aparecen en *T. lacunosus*. Éste líquen, al mantener tasas respiratorias muy parecidas entre los 20 ° C y 30 ° C, permite que no se produzca una disminución de la FN a altas temperaturas y puedan aparecer óptimos de T^a más altos que en *R. bourgeana*, así como mayores tasas de FN a altas temperaturas. También el hecho de que a altas temperaturas prácticamente no aumenten las tasas respiratorias, permite comprender la pequeña variación observada en las tasas fotosintéticas entre los 15 ° C y los 25 ° C.

Si ambas especies hubieran mostrado una respuesta parecida de la tasa respiratoria frente a la T^a , se podría pensar que las diferencias observadas en los óptimos de T^a son debidas a una distinta respuesta del fotobionte frente a la temperatura. Pero las diferencias encontradas en el comportamiento de la tasa respiratoria frente a la temperatura parecen indicar que *T. lacunosus* presenta una adaptación del micobionte encaminada a reducir la tasa respiratoria para favorecer la obtención de tasas positivas de FN cuando el talo se encuentra en estado hidratado sometido a las altas temperaturas características de la localidad en la que se desarrolla este líquen. Esta idea se ve apoyada por el hecho de que ambas especies presentan un contenido en clorofila y un porcentaje de volumen del talo ocupado por el fotobionte similares (capítulo VI).

Los trabajos anatómicos realizados en esta Tesis, muestran una diferencia estructural entre las dos especies (capítulo VI). *T. lacunosus* es un líquen que prácticamente carece de capa medular, a diferencia de *R. bourgeana* que presenta una gruesa capa medular (Krog & Osthagen, 1980). Dado que las hifas medulares son consideradas las más activas en los procesos respiratorios, las diferencias encontradas entre las dos especies en el comportamiento de la tasa respiratoria frente a la temperatura, que parecen indicar una baja actividad en el micobionte de *T. lacunosus*, podrían relacionarse con la escasez de hifas medulares en los talos de *T. lacunosus*.

Los puntos de compensación de temperatura de estos líquenes han sido del mismo orden que los registrados en otros líquenes de zonas áridas como *R. maciformis* del Desierto del Negev (Lange, 1969), y más altos que los de líquenes de regiones frías que para valores de PPFD mayores de $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ presentan puntos de compensación inferiores a 30°C (Sancho & Kappen, 1989; Sancho et al. 1997b). Aunque la FN de *R. bourgeana* ha presentado una respuesta frente a la temperatura más parecida a la de líquenes de zonas frías, ha alcanzado el punto de compensación por encima de 30°C a PPFD medias y altas. Esto es debido a sus altas tasas de FN que se corresponden con el elevado contenido en clorofila de esta especie.

Es lógico que los líquenes de zonas frías presenten T_c más bajos que los líquenes de zonas cálidas puesto que en los de zonas frías un aumento de temperatura induce un aumento mayor de la respiración lo cual lleva a que se alcance antes el punto de compensación. Posiblemente la diferencia observada en los T_c entre *T. lacunosus* y *R. bourgeana* a $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sea debida a la diferencia que existe entre las tasas respiratorias de ambos líquenes a elevada temperatura.

En el estudio de la FN frente a la PPFD también se han encontrado diferencias entre las dos especies estudiadas. *T. lacunosus* presentó saturación para valores de PPFD más elevados que *R. bourgeana* en todo el rango de temperatura estudiado excepto a $10-15^\circ \text{C}$. De todas formas, si se comparan los puntos de saturación de luz encontrados en estos líquenes con los registrados en otras especies liquénicas y plantas vasculares, se observa que ambas especies, en el óptimo de T^a , presentan puntos de saturación de luz altos, acordes con los encontrados en otros líquenes y plantas bien adaptadas a tolerar condiciones de radiación elevada (Lange, 1969; Larcher, 1995; Schlensog et al. 1997). Esto parece coincidir con el ambiente lumínico de los hábitats naturales de ambas especies. A pesar de que ambos líquenes tienen I_s característicos de localidades de alta intensidad lumínica, existe una diferencia entre las dos especies que se correlaciona con las preferencias de hábitat más luminoso en el caso de *T. lacunosus* y más umbrío en el caso de *R. bourgeana*. Aunque para la realización de este trabajo se han empleado talos de *R. bourgeana* situados en el espolón de la roca, esta especie es muy abundante en paredes con exposición norte o noreste. Éstas, como ya se determinó en el estudio

microclimático, se encuentran sometidas a ambientes lumínicos mucho más bajos que los talos situados en el espolón o que los talos de *T. lacunosus* del desierto. De hecho, los talos de *R. bourgeana* con exposición norte-noreste no se encuentran activos con PPFD superiores a $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En cambio los talos de *T. lacunosus* de las dos exposiciones estudiadas han presentado actividad bajo PPFD superiores a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La adaptación observada en los talos de *R. bourgeana* hacia PPFD más bajos se correlaciona con la distribución de este líquen.

También hay que tener en cuenta que I_s depende de la temperatura (Türk, 1981). Por tanto las diferencias observadas entre los puntos de saturación de luz de las dos especies estudiadas pueden reflejar diferencias en la temperatura ambiente. Ya se ha indicado que los talos de espolón de *R. bourgeana* presentan temperaturas medias que no superan los $15-18^\circ \text{C}$ cuando están activos a PPFD altas ($1000-1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), y ha sido precisamente a 15°C y 20°C cuando se han encontrado en los estudios de laboratorio puntos de saturación de luz superiores a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En cambio los talos de *T. lacunosus* se encuentran activos a $20^\circ \text{C} - 25^\circ \text{C}$ para elevados valores de PPFD ($1000-1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Por tanto los puntos de saturación de luz encontrados a las distintas temperaturas en las dos especies estudiadas parecen correlacionarse también con las PPFD a las que los líquenes están sometidos durante sus periodos de actividad a las distintas temperaturas.

Ambas especies han presentado puntos de compensación de luz bastante altos, comparables a los de otros líquenes adaptados a condiciones de alta irradiación como *R. maciformis* (Lange, 1969), y *T. capensis* (Lange et al., 1990).

El estudio del contenido en clorofila reveló que ambas especies presentan un bajo contenido en clorofila b, (lo cual origina un alto valor en la relación clorofila a/b). Dado que la clorofila b es la responsable de los procesos fotosintéticos a baja PPFD, es posible que el bajo contenido en clorofila b explique los altos puntos de compensación observados en las dos especies estudiadas. Si bien, los I_c de *R. bourgeana* han sido bastante más altos que los de *T. lacunosus* a partir de 20°C . Esta diferencia entre las dos especies podría deberse al incremento que sufre la respiración al aumentar la T^a en *R.*

bourgeana. En general, cuanto más alta es la respiración de un líquen, requiere PPFD más altas para compensar que los que respiran menos. Dado que a T^a altas *R. bourgeana* presenta tasas respiratorias más elevadas que las de *T. lacunosus*, parece lógico que *R. bourgeana* necesite más luz para compensar a esas temperaturas provocando ese aumento en Ic.

La tasa máxima de FN registrada en *T. lacunosus* es del mismo orden que las medidas en los líquenes desérticos *R. maciformis* del Negev (Lange, 1969,1980), *T. capensis* (Lange et al., 1990) y *R. cactacearum* de Chile (Lange & Redon, 1983), así como las encontradas en las especies más productivas del grupo *R. polymorpha* en el Sistema Central Español (Pintado, 1996). Las tasas fotosintéticas de *R. bourgeana* son un poco más bajas que las de los líquenes mencionados, y del mismo orden que las encontradas en las especies más productivas de los géneros *Umbilicaria* y *Lasallia* estudiados en el Sistema Central Español (Sancho & Kappen, 1989; Sancho et al., 1997b). Tanto las tasas fotosintéticas de *R. bourgeana* como las de *T. lacunosus* son notablemente más elevadas que las encontradas en especies alpinas y de regiones frías (Kappen & Redon, 1987; Sancho & Kappen, 1989; Falk, 1990; Pintado, 1996; Schlenso et al. 1997).

Por lo tanto, aunque *R. bourgeana* haya presentado para una temperatura dada tasas un poco más bajas que las de *T. lacunosus*, ambas especies se caracterizan porque en óptimas condiciones de hidratación, iluminación y temperatura, presentan tasas de fotosíntesis neta bastante elevadas que les permiten optimizar la ganancia de carbono durante los cortos periodos de hidratación que consiguen estas especies a lo largo del día. Como sugirieron Groulx & Lechowicz (1987), posiblemente tasas elevadas de FN_{máx} sean una vía alternativa para maximizar la ganancia de carbono en situaciones de deshidratación rápida.

En resumen, aunque *R. bourgeana* y *T. lacunosus* han sido recolectados en la misma región semiárida, se han encontrado diferencias fisiológicas relacionadas con su distribución costera y continental respectivamente, así como con la colonización de localidades con diferencias microclimáticas y ecológicas:

T. lacunosus, como corresponde a su carácter continental y con la temperatura y PPFD a la que están sometidos los talos durante los periodos de actividad, ha mostrado una mejor adaptación a temperaturas más altas que *R. bourgeana* que habita en la costa y ha estado sometida a temperaturas más bajas cuando se encontró activa con altos valores de PPFD. Además, ambas especies han presentado un comportamiento frente a la luz que les permite ser calificadas como especies fotófilas, aunque *R. bourgeana* ha mostrado una mejor adaptación a localidades menos expuestas a altas PPFD, lo cual se correlaciona con su distribución costera y en gran medida en paredes inclinadas con orientación norte.

El desarrollo de las especies en distintas localidades, posiblemente se relaciona con la capacidad de aprovechamiento de las distintas fuentes de hidratación disponibles. Los trabajos realizados por Lange (1969), por Lange y colaboradores (1970), así como por Scheidegger y colaboradores (1995) muestran un mejor aprovechamiento de la HR nocturna por *R. maciformis*, especie muy cercana a *R. bourgeana*, que por *T. lacunosus*. En los trabajos indicados, cuando la HR del aire durante la noche alcanzó un valor del 80 %, *R. maciformis* obtuvo tasas positivas de FN a primeras horas de la mañana. En cambio *T. lacunosus* necesitó una HR nocturna del 90 % para poder alcanzar el punto de compensación a primeras horas de la mañana. Llimona (1973) midió el grado de hidratación de *T. lacunosus* de los Monegros para una HR del aire durante la noche de aproximadamente 80 %, y observó a primera hora de la mañana un grado de hidratación parecido al encontrado por Lange que no permitió tasas matinales positivas de FN. En cambio, las diferencias anatómicas existentes entre las dos especies, parecen mostrar una muy buena adaptación de *T. lacunosus* a la captación de rocío. Palmer & Friedmann (1990), relacionaron las diferencias anatómicas existentes entre *R. maciformis* y *T. lacunosus* con las diferencias microclimáticas y ecológicas de las localidades ocupadas por cada uno de ellos. Asimismo, Llimona (1973), también describió que *T. lacunosus* presenta una buena absorción de agua a través de rocío. Dada la proximidad entre *R. maciformis* y *R. bourgeana* (Krog & Osthagen, 1980), es posible que *R. bourgeana* tenga una capacidad similar a la de *R. maciformis* en lo referente al aprovechamiento del rocío, agua de lluvia y HR del aire, siendo ésta última superior a la capacidad de *T. lacunosus*. Además, la presencia de una fina vellosidad en la superficie de las lacinias de *T. lacunosus* parece favorecer la utilización del rocío frente a *R. bourgeana*. Llimona (1973), ya relacionó éstas estructuras con un papel en la retención y conducción de las gotas de

rocío hacia la capa gonidial. Pero además, Ros & Werner (1997), han relacionado en musgos desérticos la presencia de pelos hialinos con un aumento en la absorción de las gotas de rocío.

Asimismo, el estudio microclimático (capítulo II), junto con los trabajos de fluorescencia realizados en esta Tesis sobre *T. lacunosus* del Desierto de Tabernas (capítulo IV), han mostrado que este líquen requiere la presencia de agua líquida en su superficie (ya sea por formación de rocío o por agua de lluvia), para poder hidratarse hasta un grado tal que permita la reactivación de su metabolismo.

El estudio microclimático ha mostrado que en el Desierto de Tabernas las noches en las que se produce condensación sobre los talos son mucho más frecuentes que en la costa (Barranco del Sabinar). En la costa son muy frecuentes las noches con HR muy alta (superior al 80-85 %), pero incluso las noches en que se alcanza saturación (HR del 100 %), la temperatura desciende muy poco una vez alcanzada la saturación, (lo cual da lugar a poca cantidad de rocío), o desciende muy tarde, (con lo cual al líquen no le da casi tiempo a hidratarse).

En cambio, en el desierto hay un elevado número de noches en relación con la costa en que se alcanza pronto, (a última hora de la tarde), una HR del 100 %, y además en seguida se produce un importante descenso de la T^a dando lugar a una abundante condensación sobre los talos que además permanece toda la noche con lo que los talos pueden hidratarse. Por tanto la mayor capacidad de utilización del rocío que muestra *T. lacunosus*, se correlaciona bien con su preferencia por la localidad continental del Desierto de Tabernas.

T. lacunosus es un líquen que se caracteriza por presentar una cinética de hidratación muy rápida (capítulo VI). Como consecuencia está muy favorecida la captación del rocío que condensa sobre él. Por otro lado, dado que presenta bajas tasas respiratorias incluso en talos muy hidratados y elevadas temperaturas, aunque se hidrate con agua líquida durante la noche no tendrá una pérdida por respiración tan elevada como la que tendría *R. bourgeana*. Además como llega a estar activo incluso con altas

temperaturas y PPFD para las que presenta altas tasas de FN, al amanecer compensa fácilmente las pérdidas por respiración nocturna.

En cambio *R. bourgeana* es una especie que por sus características anatómicas capta el agua más lentamente, aunque también la retiene durante más tiempo. Puesto que en la costa el rocío no es tan frecuente ni abundante como en el desierto, este líquen parece captar el vapor de agua atmosférico (aprovechando el elevado número de noches en que se alcanzan HR cercanas e incluso superiores al 90 %). Este líquen tiene altas tasas respiratorias cuando se hidrata con agua líquida. Sin embargo como ocurre con otras especies del género *Ramalina* (Pintado, 1996), es muy posible que la hidratación con vapor de agua origine tasas respiratorias bastante más bajas, con lo cual la respiración nocturna puede ser compensada al amanecer. Tras la salida del sol, dado que este líquen tiene una alta capacidad de retención hídrica es capaz de mantener el agua captada del vapor atmosférico más tiempo de lo que podría *T. lacunosus*, obteniendo tasas positivas de FN hasta que el ascenso de la temperatura y de la PPFD provoca su deshidratación total.

III.III.- INFLUENCIA DE LA EXPOSICIÓN SOBRE LA RESPUESTA FOTOSINTÉTICA DEL LIQUEN *TELOSCHISTES* *LACUNOSUS*

INTRODUCCIÓN.

T. lacunosus es un líquen terrícola característico del Desierto de Tabernas, en el sureste semiárido de la Península Ibérica, donde principalmente aparece en laderas con inclinación norte y en zonas de vaguada, aunque también es posible encontrar algunos talos en exposición este.

La exposición influye sobre las condiciones de luz, temperatura (T^a) y humedad relativa (HR) a las que está sometido el líquen. Es decir, talos de una misma especie separados entre sí tan sólo por unos metros pueden estar sometidos a condiciones microclimáticas muy diferentes que van a influir de forma importante sobre los periodos de actividad de estos organismos poiquilohídricos.

Se han realizado diversos trabajos mostrando la capacidad de adaptación fisiológica de una determinada especie liquénica a distintos microhábitats. Así, se ha encontrado una importante variabilidad en las tasas fotosintéticas de individuos de una misma especie que crecen bajo condiciones microclimáticas distintas (Butin, 1954; Ried, 1960; Harris, 1971; Rundel, 1972; Tretiach & Brown, 1995; Sojo et al., 1997). Algunos autores, han estudiado las bases estructurales de esta adaptación (Hill & Woolhouse, 1966; Larson & Kershaw, 1976; Kunkel, 1980; Tretiach & Brown, 1995; Sojo et al., 1997) encontrando variaciones en los contenidos en clorofila, número de células algales, forma de los talos y grosor de las distintas capas de los talos.

Muchos estudios en líquenes han mostrado que poblaciones procedentes de un hábitat sombreado tienen un contenido en clorofila mayor que las mismas poblaciones procedentes de un hábitat soleado (Rundel, 1972; Kappen, 1983; Legaz et al., 1986;

Tretiach & Brown, 1995; Sojo et al., 1997). Este resultado se ha interpretado como una forma de maximizar las tasas fotosintéticas bajo condiciones de baja PPFD. Si bien, en algunos casos se ha encontrado el patrón contrario (Pintado et al., 1997), ya que una alta PPFD en algunos casos puede provocar una rápida deshidratación del talo disminuyendo el periodo de actividad del liquen. Como indicaron Groulx & Lechowicz (1987), los líquenes pueden superar los cortos periodos de actividad incrementando las tasas máximas de FN.

También se han encontrado adaptaciones morfológicas y anatómicas encaminadas a aumentar la capacidad de retención hídrica en aquellos individuos sometidos a mayor estrés hídrico (Pintado et al., 1997; Sojo et al., 1997).

Es decir, líquenes de una misma especie parecen mostrar una serie de adaptaciones (anatómicas, morfológicas y funcionales), relacionadas con las características microclimáticas del medio en el que se desarrollan, encaminadas a intensificar el aprovechamiento de la luz y del agua de que disponen con el fin de aumentar las tasas de FN en los periodos en que se encuentran activos.

Los estudios microclimáticos realizados en la localidad de El Cautivo (Desierto de Tabernas) sobre el liquen *T. lacunosus* (capítulo II), han mostrado que los talos de vaguada están sometidos a PPFD y temperaturas más bajas que los talos de exposición este, y por tanto a HR más altas. Los estudios de fluorescencia llevados a cabo en la misma localidad y sobre la misma especie que los estudios microclimáticos (capítulo IV), han permitido determinar que las diferencias microclimáticas existentes entre las dos exposiciones dan lugar a periodos de actividad metabólica más cortos en los talos este que en los de vaguada. Además, la vaguada y ladera norte de la localidad de El Cautivo se caracterizan por la abundancia de talos de *T. lacunosus*, mientras que el número y tamaño de los talos que se desarrollan en exposición este es significativamente inferior.

Estas diferencias existentes entre los microhábitats a los que se encuentran sometidos talos de una misma especie separados entre sí por unos metros, nos permite

plantearnos hasta qué punto *T. lacunosus* presenta plasticidad para adaptarse a las diferencias microclimáticas existentes entre las dos exposiciones, así como por la forma en que manifiesta esa posible plasticidad.

Para dar un primer paso en el estudio de la posible plasticidad de este líquen, se han seleccionado talos localizados en la ladera con exposición este y talos localizados en la vaguada en la que se habían situado previamente los sensores de medida de las condiciones microclimáticas. Se ha estudiado cómo afecta el cambio de exposición a la respuesta de la FN frente a la luz, así como a las tasas de asimilación máximas (Amax) medidas a distintas temperaturas. Asimismo, se ha evaluado el contenido en clorofila de los talos de cada una de las exposiciones.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Los talos utilizados para este trabajo fueron recolectados en Septiembre de 1999 en la localidad del Cautivo (Desierto de Tabernas, Almería), concretamente en las mismas comunidades de ladera este y de vaguada sobre las que se realizaron los estudios microclimáticos expuestos en el capítulo II. Tras la recolección, las muestras se trasladaron en estado deshidratado a la Estación Biogeológica del Ventorrillo (Sierra de Guadarrama, Madrid), donde unos días después de la recolección se iniciaron los experimentos. Las medidas se han realizado utilizando el Sistema de Minicubeta descrito en el apartado de material y métodos de la primera parte de este capítulo.

Se han llevado a cabo dos tipos de estudios: respuesta de la asimilación máxima (Amax) frente a la temperatura y respuesta de la FN frente a la PPFD en talos de *T. lacunosus* de ladera este y de vaguada. Para conocer la respuesta de Amax frente a la T^a se midió la tasa fotosintética con PPFD saturante ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)* en tres talos de cada una de las dos exposiciones indicadas a 5, 10, 15, 20, 25 y 30 ° C. Para medir la respuesta de la FN frente a la PPFD, en cada uno de los talos se determinó la tasa fotosintética a 0, 25, 50, 100, 400, 800 y $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La temperatura utilizada con cada PPFD fue de 15 ° C. También se midió la respiración a 5, 10, 15 y 25 ° C. Las distintas PPFD utilizadas se obtuvieron con la fuente de luz fría ya mencionada en el apartado material y métodos de la primera parte de este capítulo.

*El estudio de la respuesta de la FN frente a la PPFD realizado en talos de *T. lacunosus* con exposición norte (capítulo III.II), ha mostrado que para T^a superiores a 15 ° C el punto de saturación de luz (Is) se encontró por encima de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Por tanto para temperaturas de 20, 25 y 30 ° C no es totalmente correcto hablar de luz saturante ni de Amax.

Antes de comenzar la medida para cada una de las combinaciones de PPFD y temperatura indicadas en el estudio de Amax, los líquenes se hidrataron mediante pulverización con agua destilada hasta un contenido hídrico del talo no máximo pero sí superior al óptimo. A continuación las muestras fueron introducidas en la cubeta de medida (en la que previamente se habían fijado las condiciones de luz y temperatura deseadas). Cada dos minutos se registró automáticamente la FN (a medida que el talo se iba deshidratando), hasta que se alcanzó el valor más alto de FN - coincidiendo con el óptimo de hidratación -, que fue el que se tomó como válido. Los talos se pesaron con una balanza de precisión MK-50 justo antes de introducirlos en la cubeta y en el momento en que se midió el valor más alto de FN con el fin de conocer el valor de hidratación óptima del talo.

Para conocer la respuesta de la FN frente a la PPFD, las medidas se realizaron desde la PPFD más baja hacia la más alta. Se procedió de la misma forma que en el experimento anterior pero los talos en vez de ser hidratados antes de comenzar la medida para cada PPFD estudiada, se hidrataron antes de comenzar la medida para la PPFD más baja, y una vez que alcanzaron el óptimo de hidratación se midieron sin retirar el talo de la cubeta las tasas de FN a 25, 50 y 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD. A continuación se retiró el talo de la cubeta, se hidrató de nuevo y se midieron las tasas para las PPFD restantes.

La evaluación de datos se ha realizado igual que la explicada en la sección material y métodos de la segunda parte de este capítulo. La única diferencia ha sido que para calcular el punto de saturación de luz (I_s) en los talos, en vez de ajustar los puntos obtenidos en los experimentos sólo hasta 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se ha realizado el ajuste hasta 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los talos de vaguada y hasta 1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los talos este. Ha sido necesario hacerlo de esta manera ya que realizando el ajuste sólo hasta 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no se alcanzaba el punto de saturación en ninguno de los talos de las dos exposiciones, por ello el ampliar el ajuste hasta PPFD más elevados ha permitido estimar el punto de saturación en cada de las exposiciones y establecer diferencias entre ellas.

El análisis estadístico utilizado ha sido el mismo que en la primera parte de este capítulo, así como el programa utilizado para su aplicación. También las representaciones gráficas mostradas se han realizado con el mismo programa ya indicado en la primera parte.

RESULTADOS.

RESPUESTA DE LA ASIMILACIÓN MÁXIMA (A_{max}) FRENTE A LA TEMPERATURA.

La figura 42 muestra la respuesta de la A_{max} frente a la temperatura en *T. lacunosus* de vaguada y en *T. lacunosus* de ladera este. Los parámetros obtenidos a partir de esta figura se muestran en la tabla 18.

En los talos de las dos exposiciones estudiadas se observa que, para una PPFD de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la T^a óptima para la FN se encontró alrededor de 24°C . Asimismo los puntos de compensación de temperatura inferior y superior estuvieron fuera del rango de temperaturas utilizado en los experimentos (por debajo de 0°C y por encima de 30°C respectivamente). Estos resultados son bastante similares a los observados en los talos de *T. lacunosus* de Venta de Yesos con exposición norte (capítulo III.II).

En cambio los talos de ambas exposiciones han mostrado importantes diferencias en las tasas de asimilación máximas medidas para cada T^a . Cuando éstas fueron referidas a peso seco, los talos de vaguada han presentaron tasas de A_{max} mayores que los talos de ladera este. Esta diferencia es muy pequeña a bajas temperaturas ($5\text{-}10^\circ \text{C}$) y no se puede considerar significativa. Sin embargo se va incrementando a medida que aumenta la T^a , de forma que a partir de 15°C estas diferencias son notables y significativas. Además, los talos de vaguada han presentado tasas muy parecidas a las registradas en los talos norte de Venta de Yesos bajo las mismas condiciones de PPFD y temperatura.

En cambio, cuando las tasas de asimilación máximas fueron referidas a contenido en clorofila, las diferencias observadas entre los talos de ambas exposiciones

disminuyeron de forma importante, no pudiéndose considerar estadísticamente significativas. Esto es lógico puesto que los talos de ladera este tienen un contenido en clorofila menor que el de los talos de vaguada (tabla 19). Por tanto, aunque la asimilación máxima parece ser más baja en los talos de *T. lacunosus* de ladera este que en los de *T. lacunosus* vaguada, la eficiencia de la clorofila es bastante parecida en los talos de ambas exposiciones.

TABLA 18: Puntos de compensación de temperatura (T_c), tasas de asimilación máxima en el óptimo de T^a (A_{max}), y temperaturas óptimas para la fotosíntesis neta (T_{opt}) obtenidas a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD en *T. lacunosus* de vaguada y *T. lacunosus* de ladera este. El primer valor de cada par son los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que A_{max} está referida a peso seco, y el segundo valor corresponde a los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que A_{max} está referida a contenido en clorofila. También se indican los valores de los coeficientes de regresión (r^2) obtenidos al ajustar los puntos obtenidos a una regresión polinómica de segundo grado.

	<i>T. lacunosus</i> vaguada	<i>T. lacunosus</i> este
T_c ($^{\circ}\text{C}$) inferior	$<0^{\circ}\text{C} / <0^{\circ}\text{C}$	$<0^{\circ}\text{C} / <0^{\circ}\text{C}$
T_c ($^{\circ}\text{C}$) superior	$>30^{\circ}\text{C} / >30^{\circ}\text{C}$	$>30^{\circ}\text{C} / >30^{\circ}\text{C}$
A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$) ($\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{h}^{-1}$)	14.40 1.42	7.06 1.10
T_{opt} ($^{\circ}\text{C}$)	23.9/23.6	24.0/23.4
r^2	0.9892/ 0.9834	0.9996/ 0.9960

TABLA 19: Contenido en clorofila de *T. lacunosus* vaguada y *T. lacunosus* de ladera este expresado como mg de clorofila en cada g de peso seco estándar del talo (mg chl/g p.s.).

	Chl a (mg chl/g p.s.)	Chl b (mg chl/g p.s.)	Chl a+b (mg chl/g p.s.)	Chl a/b
<i>T. lacunosus</i> vaguada	1.372 ± 0.4	0.282 ± 0.09	1.655 ± 0.51	4.92 ± 0.23
<i>T. lacunosus</i> ladera este	0.861 ± 0.21	0.190 ± 0.04	1.051 ± 0.25	4.52 ± 0.26

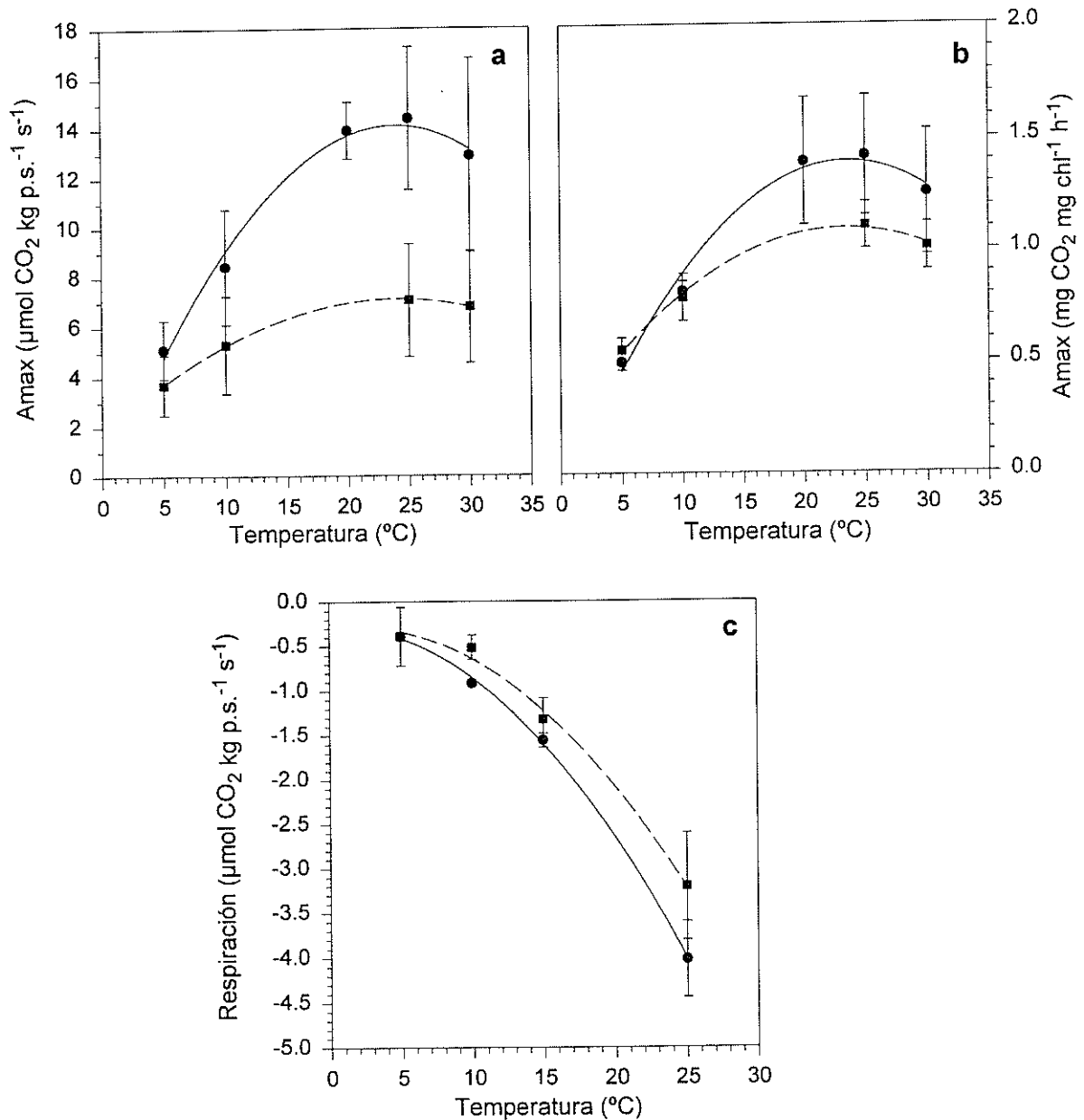


Figura 42a y 42b. Respuesta de la asimilación máxima (Amax) frente a la temperatura (T^a) en *T. lacunosus* de vaguada (●), y en *T. lacunosus* de ladera este (■). a) Valores de Amax referidos a peso seco estándar y expresados como $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg p.s.}^{-1} \text{ s}^{-1}$. b) Valores de Amax referidos a contenido en clorofila y expresados como $\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Figura 42c. Respuesta de la respiración frente a la temperatura en *T. lacunosus* de vaguada, y en *T. lacunosus* de ladera este. Los símbolos empleados son los mismos que en las gráficas anteriores. Valores de respiración referidos a peso seco estándar y expresados como $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg p.s.}^{-1} \text{ s}^{-1}$. En las tres gráficas cada punto representa la media de tres medidas. Las barras de error representan la desviación estándar.

El cociente chl a/b también ha mostrado diferencia significativa entre los talos de las dos exposiciones siendo más alto en los talos de vaguada que en los talos con exposición este.

Las tasas respiratorias han sido un poco más altas en los talos de vaguada, incrementándose un poco las diferencias al aumentar la T^a . De todas formas las tasas de los talos de ambas exposiciones han sido, igual que en los talos norte de Venta de Yesos, bastante más bajas que las que en general presentan los líquenes a esas temperaturas.

RESPUESTA DE LA FN FRENTE A LA LUZ.

La figura 43 muestra la respuesta de la FN frente a la PPFD en los talos de *T. lacunosus* este y en los talos de *T. lacunosus* de vaguada a 15 ° C y para un contenido hídrico óptimo. La tabla 2o muestra los parámetros obtenidos a partir de estas gráficas.

Las tasas de FN referidas a peso seco han sido más altas en los talos de vaguada que en los talos este para todas las PPFD estudiadas. Si bien, al referir los valores a contenido en clorofila, disminuyeron mucho las diferencias entre los talos de las dos exposiciones. De hecho la FN máxima (expresada en peso seco), medida en los talos de vaguada ha sido $6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ más alta que la de los talos de ladera este, mientras que referida a contenido en clorofila prácticamente no se han diferenciado.

El punto de saturación de luz ha sido mucho más alto en los talos este que en los talos de vaguada. Además, en los talos de vaguada este punto sólo ha sido un poco más alto que el que se midió a esa misma temperatura en los talos norte de Venta de Yesos.

El punto de compensación de luz ha sido también bastante más alto en los talos este que en los talos de vaguada (en los que incluso fue más bajo que el encontrado a esa misma temperatura en los talos norte de Venta de Yesos).

TABLA 20: Puntos de saturación de luz (I_s), tasas de fotosíntesis neta máximas (FN_{max}), y puntos de compensación de luz (I_c) obtenidos a 15 ° C en *T. lacunosus* de vaguada y en *T. lacunosus* de ladera este. El primer valor de cada par son los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a peso seco, y el segundo valor corresponde a los datos obtenidos a partir de las gráficas en las que la FN está referida a contenido en clorofila. También se indican los valores de los coeficientes de regresión (r^2) obtenidos al ajustar los puntos obtenidos a la función exponencial indicada en material y métodos.

	<i>T. lacunosus</i> vaguada	<i>T. lacunosus</i> este
I_s ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1370/1310	>1700
FN_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$) ($\text{mg CO}_2 \text{ mg chl}^{-1} \text{h}^{-1}$)	14.10 1.37	8.0 1.19
I_c ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	20/20	47/47
r^2	0.998/0.998	0.996/0.996

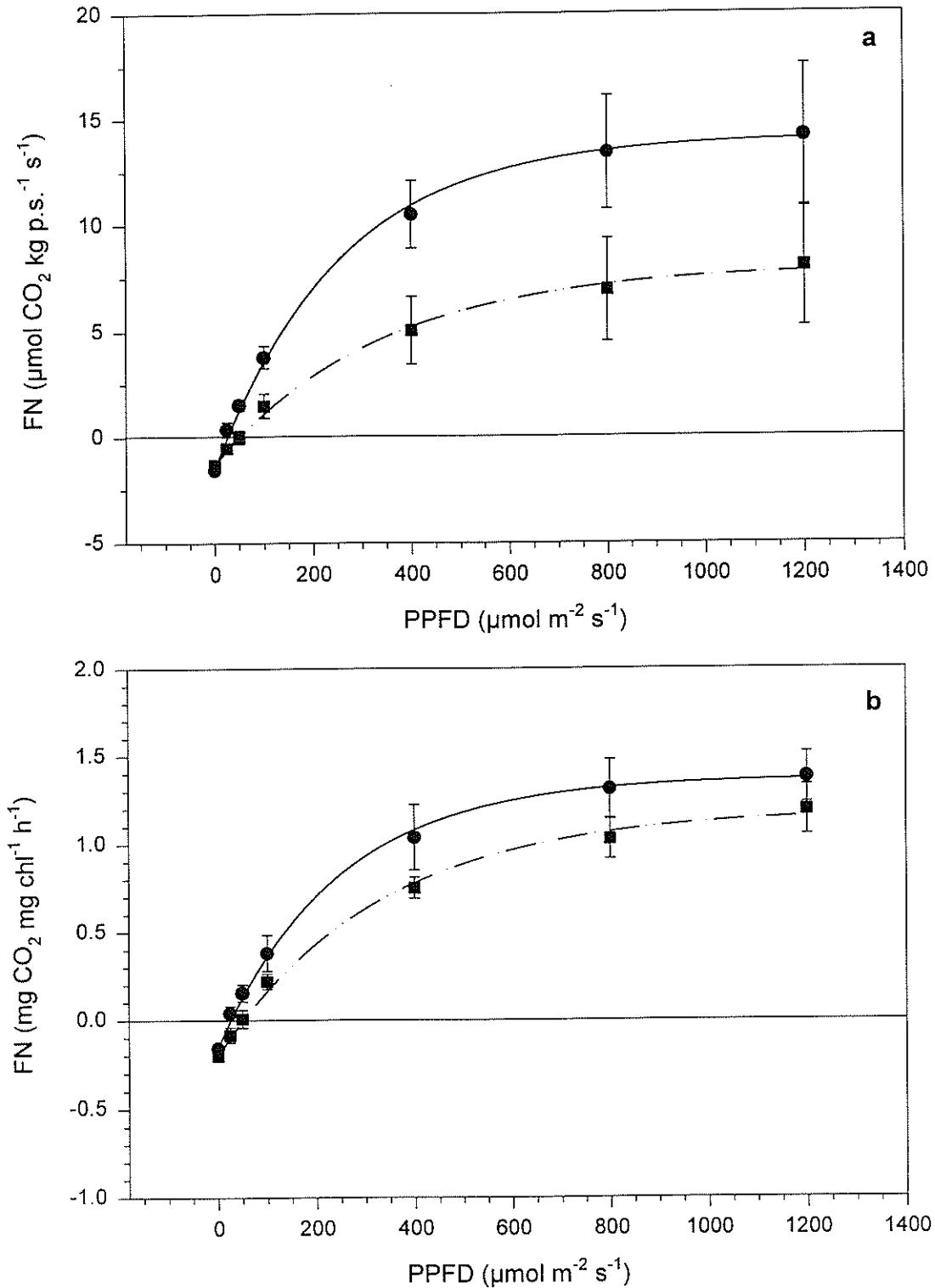


Figura 43. Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) frente a la PPFD para una T^a de 15 ° C en *T. lacunosus* de vaguada (●) y *T. lacunosus* con exposición este (■).

a) Valores de FN referidos a peso seco estándar y expresados como μmol CO₂ kg p.s.⁻¹ s⁻¹.

b) Valores de FN referidos a contenido en clorofila y expresados como mg CO₂ mg chl⁻¹ h⁻¹.

Cada puno representa la media de tres medidas. Las barras de error representan la desviación estándar.

DISCUSIÓN.

La plasticidad fenotípica encontrada en muchas especies liquénicas les permite colonizar y sobrevivir en distintos hábitats caracterizados por condiciones ambientales muy diferentes (Pintado et al., 1997).

Los resultados obtenidos en el estudio de las tasas de asimilación máximas de los talos de *T. lacunosus* de cada una de las exposiciones estudiadas han mostrado que los talos de vaguada presentan Amax superiores que los talos de ladera este cuando éstas son expresadas en base a peso seco.

Diversos estudios comparativos de las tasas de FN de talos de una misma especie procedentes de distintas condiciones ambientales, han mostrado una gran variabilidad. En ocasiones, las tasas más altas de FN aparecen en talos de áreas más protegidas y sombreadas que en talos de zonas expuestas y soleadas (Rundel, 1972; Sojo et al., 1997), al igual que se ha observado en *T. lacunosus* en este trabajo. Mientras que en otros casos (Butín, 1954; Pintado, 1996), se ha encontrado el patrón contrario, es decir, tasas más altas en la población sometida a mayores PPFD (población de sol).

Las menores Amax registradas en *T. lacunosus* de ladera son debidas a un menor contenido en clorofila que el que presentan los talos de vaguada, que están sometidos a PPFD más bajas que los talos de ladera. Cuando las tasas de asimilación son referidas a contenido en clorofila, las diferencias entre los talos de las dos exposiciones disminuyen de forma importante.

Además, la aparición de tasas respiratorias similares en los talos de las dos exposiciones estudiadas muestra que las diferencias observadas en las tasas de asimilación máximas de los talos de vaguada y de ladera este, cuando son referidas a peso seco estándar del talo, son diferencias debidas a una menor fotosíntesis bruta (FB) en los talos con exposición este. Es decir, dado que no hay diferencia entre las tasas

respiratorias de los talos de las dos exposiciones, las diferencias encontradas en las tasas de Amax, realmente reflejan diferencias en la FB.

Existen también muchas comparaciones, tanto en líquenes como en plantas vasculares, entre los contenidos en clorofila de una misma especie sometida a distintas condiciones de luz, en las que se observa la misma tendencia observada en *T. lacunosus* de encontrar un mayor contenido en clorofila en los talos de sombra que en los de sol (Rundel, 1972; Lechowicz & Adams, 1973; Kappen, 1983; Legaz et al., 1986; Tretiach & Brown, 1995; Sojo et al., 1997). Si bien, este incremento en el contenido en clorofila en los talos de sombra se ha interpretado como un mecanismo implicado en un incremento de las tasas fotosintéticas a bajas PPFD (Kershaw, 1985a).

Otros líquenes como *Ramalina capitata* var. *protecta* han mostrado el patrón contrario (Pintado et al., 1997). Los talos de sol - exposición sur - han presentado un mayor contenido en clorofila que los talos de sombra - exposición norte -. El principal factor que ha inducido las diferencias ecofisiológicas entre los talos de distinta exposición en esta especie, no ha sido la radiación por sí misma, sino la duración de los periodos de hidratación. Los talos desarrollados en exposición sur se deshidratan mucho más rápido que los talos norte, lo cual lleva a tratar de mejorar la eficiencia de la utilización de la luz durante los cortos periodos en que la humedad del medio permite la actividad metabólica en los talos sur. Como consecuencia el contenido en clorofila es mayor en los talos sur, así como las tasas de FN expresadas en base a peso seco del talo (Pintado, 1996).

Este mismo trabajo cuestiona si esas diferencias observadas entre poblaciones norte y sur, es una característica especial de líquenes de zonas semi-áridas, donde los periodos en los que hay una disponibilidad hídrica suficiente como para permitir la actividad metabólica de los líquenes son muy cortos, de forma que afectan severamente la supervivencia de los organismos fotosintéticos. Indicaron que estas diferencias no existen bajo otras condiciones macroclimáticas en las que la luz y no la disponibilidad de agua es el factor limitante para la producción primaria en líquenes.

En nuestro trabajo se han comparado las tasas de asimilación y contenidos en clorofila de talos pertenecientes a dos exposiciones diferentes de una especie característica de un macroclima semi-árido, donde el rocío desempeña un papel determinante en el balance de CO₂. Si bien, aunque los talos de ambas exposiciones tienen cortos periodos de actividad y escasez de agua, los talos de ladera este son los que se encuentran sometidos a un mayor estrés hídrico, ya que la mayor y más temprana incidencia de los rayos del sol sobre ellos que sobre los de vaguada, provoca su deshidratación e inactividad metabólica mucho antes, acortando todavía más los periodos de actividad.

Como consecuencia, cabría esperar resultados equivalentes a los de *R. capitata*, con contenidos en clorofila y tasas de FN más altas en los talos de ladera este con el fin de incrementar la FN en los cortos periodos en los que estos talos están húmedos y activos. Sin embargo, los resultados obtenidos indican un mayor contenido en clorofila y como consecuencia tasas más altas de asimilación en los talos de vaguada (sombra). Pero además la respuesta de la FN frente a la PPFD ha mostrado puntos de compensación de luz y de saturación de luz significativamente más bajos en los talos de vaguada que en los talos de ladera este. Estas son las características típicas observadas en líquenes de sol y sombra, e incluso en plantas vasculares de sol y de sombra en las que es la radiación y no la disponibilidad hídrica la que limita su productividad (Lechowicz & Adams, 1973; Björkman, 1981; Kappen, 1983; Evans et al., 1988; Dale & Causton, 1992; Hyvärinen, 1992).

Por tanto, los talos de ladera este no sólo no presentan ningún tipo de adaptación encaminada a incrementar las tasas de FN respecto a las de los talos de vaguada con el fin de compensar los periodos de actividad más cortos, sino que incluso tienen un menor contenido en clorofilas y tasas más bajas de FN que los talos de vaguada.

Esta falta de plasticidad se corrobora con la presencia de un número mucho menor de talos en exposición este con respecto a los que aparecen en vaguada o en laderas norte, así como con el tamaño significativamente menor de los talos este.

Estos resultados sugieren que entre la exposición norte/vaguada y la ladera este se encuentra la frontera de distribución de este líquen, que al menos en parte es consecuencia de las diferencias microclimáticas y la falta de plasticidad de este líquen.

Los experimentos realizados no nos permiten establecer de forma concreta por qué los talos de ladera este tienen incluso un contenido en clorofila menor y tasas más bajas de FN que los talos de vaguada. Cabe la posibilidad de que al estar en un hábitat muy extremo invierta mucho en estructura (con el fin de defenderse del viento, luz, etc) y poco en metabolismo. Para poder explicar este resultado interesaría conocer si el menor contenido en clorofilas es debido a una menor población de algas o a una menor concentración de clorofila en las algas, así como posibles diferencias estructurales y morfológicas entre los talos de las dos exposiciones (como un engrosamiento de la capa cortical).

Los valores más bajos de I_c y de I_s encontrados en los talos de vaguada se relacionan con las condiciones de luz de cada una de las exposiciones. Durante los periodos de actividad de los talos, aunque en ambas exposiciones los líquenes están sometidos fundamentalmente a PPFD bajas y medias ($0-200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), los talos de ladera este pasan activos más tiempo sometidos a PPFD altas ($1000-1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que los talos de vaguada. Por tanto la respuesta de la PPFD frente a la luz es un reflejo de las condiciones de luz del medio en el que se desarrollan cada uno de los talos (Larcher, 1995).

*IV.- MEDIDAS “IN SITU” DE LA
FLUORESCENCIA DE CLOROFILAS EN
TELOSCHISTES LACUNOSUS. REACTIVACIÓN
DE LA ACTIVIDAD METABÓLICA DE
TELOSCHISTES LACUNOSUS A PARTIR DE
AGUA LÍQUIDA Y DE VAPOR DE AGUA*

INTRODUCCIÓN.

En los líquenes, como organismos poiquilohídricos, la actividad metabólica está controlada por el contenido hídrico del talo y relacionada de forma directa con la disponibilidad de agua en el medio en el que se desarrollan. Las relaciones hídricas en los líquenes son el principal factor determinante de la producción, crecimiento, y por tanto distribución de los talos. Es frecuente encontrar talos de una misma especie en localidades con distinto microhábitat, sometidos a distintas condiciones de T^a , PPFD, y HR. Estas diferencias en las condiciones microclimáticas se reflejan en la disponibilidad de agua de los talos que crecen en las distintas localidades. Como consecuencia es de esperar un distinto comportamiento fotosintético en función de los balances hídricos determinados por las condiciones de T^a , PPFD, y HR propias de cada microhábitat.

El conocimiento de los patrones de actividad fotosintética en líquenes bajo condiciones naturales o semi-naturales ha evolucionado de forma importante gracias al desarrollo del sistema portátil de intercambio gaseosos denominado porómetro (Lange et al., 1984b, 1985; Bruns-Strenge & Lange, 1991; Schroeter et al., 1991a,b; Hahn et al., 1993; Kappen et al., 1996; Lange et al., 1996b; Sancho et al., 1997a,b). Si bien la utilización del porómetro para llevar a cabo medidas de intercambio gaseoso de CO_2 de los líquenes en el medio en el que se desarrollan (“in situ”), tiene la desventaja de que es necesario separar al liquen de su hábitat natural a intervalos regulares para introducirlo en la cubeta durante el tiempo que dura la toma de la medida. Esto crea una perturbación en la captación y pérdida de agua en el liquen, y por tanto en el contenido hídrico natural que tiene en cada momento en relación a las condiciones microclimáticas propias del medio en el que se desarrolla. La retirada del talo de su hábitat para introducirlo en la cubeta de medida del porómetro altera los periodos de actividad del liquen (Schroeter et al., 1991b; Leisner et al., 1997; Schroeter et al., 1999).

Recientemente Lange y colaboradores desarrollaron una nueva versión del porómetro que permite realizar medidas de intercambio gaseoso de CO_2 sin necesidad de separar al talo del medio en el que se desarrolla (Lange & Green, 1996; Lange et al., 1997c; Leisner et al., 1997; Lange, 2000). Sin embargo, como indicaron Schroeter et al.

(1999), este sistema también tiene una limitación ya que durante la toma de la medida no es necesario separar al líquen de su hábitat, pero sí hay que encerrarlo en la cubeta de medida. Esto provoca alteraciones en el intercambio gaseoso del líquen ya que le cambia la PPFD incidente, además de privarle durante la toma de la medida de la lluvia, niebla o fuente de hidratación que esté utilizando el líquen en ese momento. En los periodos de medida se encierra al talo en la cubeta y se interrumpe el suplemento de agua.

Por tanto, aunque estos sistemas de porómetro nos han permitido aproximarnos mucho al comportamiento fotosintético y al conocimiento de la ganancia de carbono de los líquenes en el medio en el que se desarrollan, todavía provocan una alteración en las relaciones hídricas que se establecen entre el líquen y su hábitat natural.

Gracias a los progresos realizados en la medida de la fluorescencia de la clorofila a, en estos momentos es posible evaluar la actividad fotosintética en el líquen de forma rápida y sin contacto con él bajo condiciones de luz, T^a y HR ambiental (Schreiber et al., 1986, 1994). Se han desarrollado sistemas portátiles de medida de la fluorescencia (PAM, Pulse-Amplitude-Modulation), que han permitido evaluar “in situ” la actividad metabólica de los líquenes, incluso durante largos periodos y de forma paralela a los parámetros microclimáticos (Schroeter et al., 1991b; Leisner et al., 1996; Leisner et al., 1997; Schroeter et al., 1997a,b; Lange et al., 1999b; Schroeter et al., 1999).

A través de estos y otros trabajos se ha establecido el éxito de la utilización de las medidas de fluorescencia de la clorofila a en líquenes para la evaluación de la actividad fotosintética “in situ”, siendo especialmente útil en especies que no pueden ser separadas del sustrato sobre el que se desarrollan sin sufrir daño, como son los líquenes crustáceos. Mediante la utilización de la fluorescencia de la clorofila a se han podido detectar diferencias en el comportamiento fotosintético entre distintas especies o entre talos de la misma especie que viven en microhábitats distintos (Schroeter et al., 1999), e incluso analizar variaciones en las cinéticas de deshidratación de las distintas zonas de

un mismo talo (Schroeter et al., 1992; Schroeter, 1994; Hestmark et al., 1997; Schroeter et al., 1997b).

En plantas vasculares, se puede calcular la fijación de CO₂ a partir de las medidas de fluorescencia. Existe una correlación directa entre la señal de fluorescencia y la tasa de intercambio gaseoso de CO₂ (Genty et al., 1989; Harbinson et al., 1990; Edwards & Baker, 1993). En cambio en líquenes estas medidas sólo deben ser empleadas como un indicador de actividad y no como un indicador absoluto de ganancia de carbono (Schroeter et al., 1995; Sundberg et al., 1997a; Green et al., 1998). La señal de fluorescencia da una medida del periodo de tiempo durante el cual el liquen está lo suficientemente húmedo como para realizar el intercambio de CO₂. La fluorescencia de la clorofila a del fotobionte de los líquenes es una medida cualitativa muy fiable de los periodos de actividad metabólica de los talos (Schroeter et al., 1991b, 1992; Leisner et al., 1996, 1997; Schroeter et al., 1997b, 1999; Schulz & Schroeter, 2000).

En el segundo capítulo de esta Tesis se han estudiado las condiciones microclimáticas a las que se encuentran sometidos los talos de *T. lacunosus* en la localidad de El Cautivo (Desierto de Tabernas), comparando dos exposiciones diferentes: vaguada con un elevado número de talos de esta especie que frecuentemente pierden incluso su individualidad y forman céspedes, y ladera este con pocos talos de *T. lacunosus* y en general más individualizados. Posiblemente las mayores temperaturas y PPFD a las que se encuentran sometidos los talos de exposición este en relación a los talos de vaguada acortan los periodos en que los talos se encuentran hidratados y metabólicamente activos.

Para comprobar esta hipótesis se han medido cursos diurnos de la actividad fotosintética de *T. lacunosus* en El Cautivo (Desierto de Tabernas), en talos situados en las dos exposiciones mencionadas. Dado que el objetivo del trabajo es el estudio del efecto del microclima en la actividad fotosintética del liquen (relación entre comportamiento fotosintético, exposición, y por tanto microhábitat), es muy importante

emplear un método que no requiera la separación de los talos de su medio, ni siquiera durante el tiempo que dura la toma de la medida, ya que esto alteraría la pérdida de agua por parte del talo y se podrían perder las diferencias entre las dos exposiciones. Por este motivo se ha utilizado la medida de la fluorescencia de la clorofila *a* como método no intrusivo para la valoración “in situ” del funcionamiento fotosintético de organismos poiquilohídricos sin alterar las tasas de captación y pérdida de agua que son cruciales en la comparación de periodos de actividad metabólica de organismos poiquilohídricos de distintas exposiciones en condiciones naturales.

Las medidas de emisión de fluorescencia se han realizado en distintas épocas del año sobre talos de la misma localidad (El Cautivo, Desierto de Tabernas) y exposiciones (vaguada y ladera este) en las que se encontraban situados los sensores microclimáticos que permitieron el estudio descrito en el capítulo II. De esta forma los periodos de actividad metabólica fueron registrados de forma paralela a los parámetros microclimáticos, lo que ha permitido determinar la influencia de las condiciones microclimáticas que afectan a los talos de cada una de las exposiciones estudiadas sobre los periodos de actividad de los mismos.

El estudio simultáneo del funcionamiento fotosintético de talos de distintas exposiciones y de las condiciones microclimáticas a las que se encontraban sometidos estos talos ha permitido determinar las condiciones de humedad necesarias para que el fotobionte de *T. lacunosus* pueda hidratarse hasta niveles que permiten la activación de su metabolismo.

MATERIAL Y MÉTODOS.

INTRODUCCIÓN A LOS PARÁMETROS DE FLUORESCENCIA.

Las clorofilas, junto con otros pigmentos accesorios (carotenos y xantofilas), constituyen los denominados complejos antena de los fotosistemas (PS) I y II (integrantes del aparato fotosintético). Estos complejos son series de pigmentos cuya función es la de captar y canalizar la radiación lumínica absorbida hacia los centros de reacción de los PSI y II para la realización del proceso fotosintético (Larcher, 1995). Las clorofilas son los pigmentos principales de estos complejos antena.

Los centros de reacción arriba mencionados, junto con los complejos antena, constituyen los PSI y II (implicados en el proceso fotosintético). Los centros de reacción son complejos proteína-clorofila a (Larcher, 1995), en los que tiene lugar la conversión fotoquímica de la energía lumínica de excitación (es decir, el inicio de la fotosíntesis).

El proceso fotosintético se inicia cuando la energía lumínica que incide sobre la planta es captada por los pigmentos antena produciendo una excitación de los electrones de valencia de las moléculas del sistema pigmentario del PS. Gracias a la capacidad que tienen las moléculas de clorofila que forman el complejo antena de captar la energía de excitación que otras moléculas han recibido a través de la radiación, y a su vez la de transportar esta energía a otras moléculas, las moléculas de clorofila del complejo antena van transportando la energía de excitación hasta que ésta alcanza la molécula de clorofila a del centro de reacción (Strasburger, 1986). Es decir, la energía lumínica absorbida por los pigmentos antena termina provocando la excitación de las moléculas de clorofila de los centros de reacción de los PS. Como consecuencia la clorofila a del centro de reacción alcanza un nivel energético superior inestable presentando un electrón rico en energía (Strasburger, 1986; Krause & Weis, 1991). La pérdida de ese electrón es empleada para la reducción del NADP^+ y conduce a un transporte electrónico no cíclico asociado a la generación de ATP y NADPH (Larcher, 1995). Por

tanto la energía electrónica ha sido transformada en energía química. La radiación absorbida ha sido empleada para un proceso fotoquímico (ha tenido lugar la fotosíntesis).

Pero sólo parte de la radiación lumínica absorbida es empleada para el proceso fotoquímico. El resto se disipa en forma de calor - proceso no radiativo - a nivel de los pigmentos antena y de los centros de reacción, y en forma de fluorescencia - proceso radiativo - a nivel de los pigmentos antena.

Por tanto la fluorescencia sólo es uno de los tres mecanismos de des-excitación de la clorofila excitada por la energía lumínica. Además hay que tener en cuenta que la señal de fluorescencia medida a temperatura ambiente es debida a la clorofila a del PS II (Krause & Weis, 1991). Por ello, cambios en la señal de fluorescencia reflejan principalmente el estado del PSII.

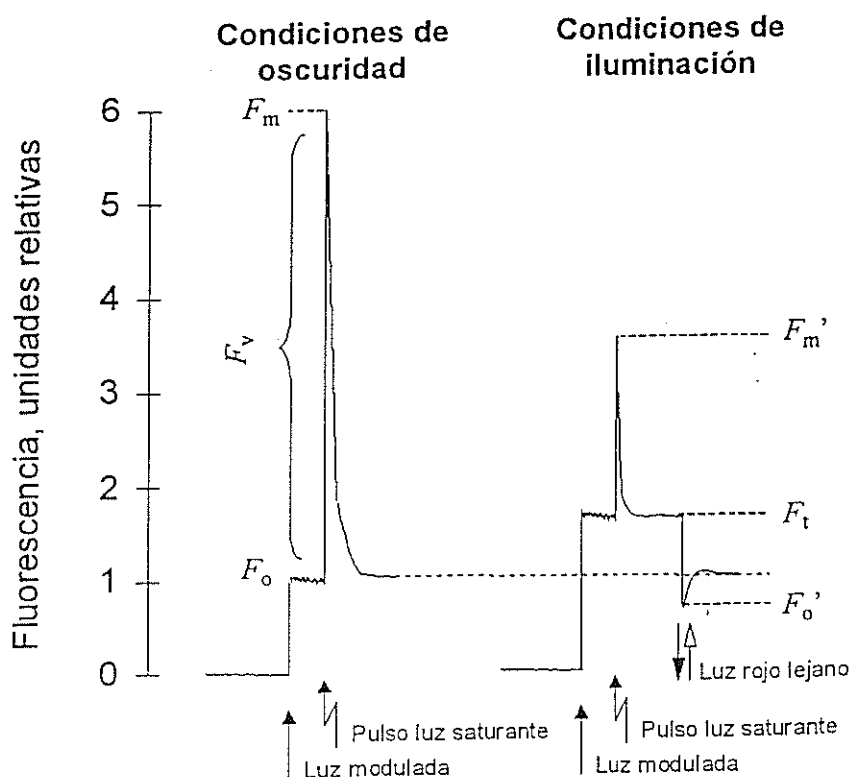
La emisión de fluorescencia es complementaria a los otros dos mecanismos de des-excitación, siendo la fluorescencia inversamente proporcional a la disipación fotoquímica (a través de la fotosíntesis), y a la disipación térmica de la energía. Por ello, la emisión de fluorescencia será mayor cuanto menor sea la contribución de los otros dos procesos competitivos de des-excitación. Los dos factores que causan principalmente cambios en la emisión de fluorescencia son la tasa de conversión en energía fotoquímica y la tasa de disipación de energía no radiativa. Por lo tanto, la señal de fluorescencia recibida también es un indicador de la eficacia del proceso fotoquímico y del proceso de disipación térmica. Variaciones en la emisión de la fluorescencia reflejan variaciones en la eficacia fotoquímica y de disipación de calor. La actividad de estos dos procesos de disipación de energía se traduce en una disminución de la señal de fluorescencia. Por ello, estos dos procesos se conocen como “quenching” o amortiguación o atenuación fotoquímica (qP) y no fotoquímica (qN).

Las medidas de fluorescencia in vivo, especialmente durante la fase de inducción de luz tras una fase oscura, proporcionan información acerca del estado del PS. Estos

análisis de fluorescencia son también muy útiles en ecofisiología cuando se quieren investigar adaptaciones a la luz. Además, el empleo de la señal de fluorescencia como medida del funcionamiento fotosintético y del estado fisiológico de la planta, tiene la ventaja de que es una técnica no lesiva para la planta. En el caso de trabajar con líquenes, para obtener señal de fluorescencia es necesario que éstos se encuentren en estado hidratado para que haya actividad metabólica.

PARÁMETROS MEDIDOS A PARTIR DE LA SEÑAL DE FLUORESCENCIA.

Para poder interpretar los cambios en la emisión de la fluorescencia es esencial conocer la contribución relativa al efecto total de los dos mecanismos de atenuación antes indicados ya que si, por ejemplo, la señal de fluorescencia disminuye, esto puede ser debido a un incremento en la tasa fotoquímica o a un incremento en la tasas de disipación de calor paralelo a una disminución en la tasa fotoquímica. Para poder conocer la contribución de los dos mecanismos de atenuación, se determina la señal de fluorescencia de la clorofila *a* mediante la utilización del “método del pulso de luz saturante” (figura 44, Schreiber et al., 1994).



La muestra adaptada previamente a oscuridad es iluminada, con una luz de baja intensidad ($1\text{-}5\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) y frecuencia de 600 Hz, durante un corto periodo de tiempo (3 μs). La señal de fluorescencia emitida por la planta se denomina **fluorescencia basal, mínima o inicial (F_0)**. Es la fluorescencia emitida cuando los centros de reacción del PSII están abiertos y los aceptores primarios de electrones de la cadena de transporte están oxidados en su mayoría.

A continuación se aplica un pulso de luz saturante de intensidad superior a $2000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ y de 0.8 s de duración. De esta manera se provoca el cierre total, es decir la completa reducción, de los centro de reacción que estaban abiertos (es decir, oxidados) del PSII. Así, toda la energía lumínica que es absorbida se disipa en forma de fluorescencia (excepto la que se puede disipar por medio de algún proceso no fotoquímico). Esta señal de fluorescencia es la denominada **fluorescencia máxima (F_m)**, y presenta un valor superior al de F_0 .

La diferencia entre la fluorescencia máxima y la fluorescencia mínima es lo que se conoce como **fluorescencia variable (F_v)**. Éste no es un componente independiente de la fluorescencia, sino que es un término que sólo describe el cambio en la emisión de fluorescencia entre dos estados definidos (Krause & Weis, 1991).

La **eficiencia fotoquímica o fotosintética máxima del PSII** viene dada por el cociente **F_v/F_m** siendo $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$. Este cociente es una medida de la capacidad potencial del PSII para realizar el trabajo fotosintético o fotoquímico. Se considera un parámetro importante para la evaluación del estado fisiológico del aparato fotosintético. Es un parámetro que debe medirse en oscuridad para que el sistema fotoquímico esté totalmente relajado con todos los centros de reacción y aceptores en estado oxidado. Son valores óptimos de este cociente los comprendidos entre 0.832 ± 0.004 (Björkman & Demming, 1987; Krause & Weis, 1991). Los valores inferiores han sido interpretados como indicadores de fotoinhibición (Long et al., 1994; Adams et al., 1995).

Si la muestra está ya adaptada a condiciones de iluminación, al aplicar el pulso de luz modulada se obtiene una emisión de fluorescencia basal representada por el parámetro **Ft**. Este parámetro es indicativo de la emisión de fluorescencia en un momento dado.

El parámetro equivalente a Fm cuando la muestra está previamente adaptada a condiciones de iluminación se denomina **Fm'**. Este parámetro representa la fluorescencia máxima alcanzada tras aplicar un pulso de saturación de luz a una muestra preiluminada. Fm' generalmente presenta un valor más bajo que Fm. Por definición, cuando se trabaja con Fm o Fm' se considera que el rendimiento de conversión de energía fotoquímica en el centro del PSII es cero.

El **rendimiento cuántico del transporte electrónico no cíclico o eficiencia fotoquímica del fotosistema II o “yield” (Y)**, es el equivalente al cociente Fv/Fm pero en muestras sometidas previamente a condiciones de iluminación. Es un cociente que vienen dado por la expresión $Y = \Delta F/Fm' = (Fm' - Ft)/Fm'$, y es una medida indirecta de la cantidad de fotones absorbidos que son utilizados para el proceso fotoquímico en condiciones de iluminación (Genty et al., 1989). El parámetro de fluorescencia Yield estima el estado fotoquímico del fotobionte, y se utiliza como medida cualitativa de la actividad fotosintética del liquen (Schroeter et al., 1992; Leisner et al., 1996, 1997; Schroeter et al., 1999; Lange et al., 1999b).

Cuando la muestra se encuentra adaptada a condiciones de oscuridad, F₀ es igual a Ft y Fm a Fm'. Por tanto Fv/Fm es idéntico al Yield.

Las medidas de Fv/Fm y de Yield vienen representadas por “ratios” por lo que sus valores son independientes de la sensibilidad de la medida. Esto es una gran ventaja en medidas de campo sobre seres con morfología o contenido en clorofila variable como son los líquenes.

Para poder realizar el análisis de la atenuación de la fluorescencia es necesario conocer la **fluorescencia mínima de una muestra preiluminada (F_0')**. Para su determinación, tras cada pulso de saturación de luz se realizó un oscurecimiento inmediato de las muestras, aplicándose seguidamente durante 5.5 s una luz roja lejana. F_0' puede ser considerablemente más bajo que F_0 .

La atenuación o amortiguación no fotoquímica diurna de la fluorescencia (qN), es un parámetro que representa la energía que no se emite en forma de fluorescencia y que tampoco se disipa a través del proceso fotosintético. qN es la diferencia entre F_m y F_m' , y viene dado por la expresión $qN = (F_m - F_m') / (F_m - F_0')$ (Buschmann, 1995).

La atenuación o amortiguación fotoquímica de la fluorescencia (qP), es un parámetro que representa la disminución en la emisión de fluorescencia debida al proceso fotoquímico. Es decir, refleja la energía que se emplea para llevar a cabo la fotosíntesis y que por tanto no se emite como fluorescencia, o lo que es lo mismo, refleja el número de centros de reacción que están abiertos. qP viene dado por la expresión $qP = (F_m' - F_t) / (F_m' - F_0')$ (Schreiber et al., 1994).

Tasa aparente de transporte de electrones (ETR), es un parámetro que se calcula utilizando la expresión $ETR = Yield \times PPFD \times 0.5 \times 0.84$ ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$), donde: PPFD es la radiación fotosintéticamente activa que incide en la superficie del líquen, 0.5 es un factor que viene determinado por el hecho de que el transporte de un electrón requiere la absorción de dos cuantos de luz y en su transporte están envueltos dos PS, y 0.84 es un factor que indica la proporción de luz incidente que es absorbida por la hoja (Genty et al., 1989; Bilger et al., 1995). En líquenes no se conoce la cantidad de PPFD que llega al fotobionte, que además varía de unas especies a otras, y por tanto carecemos de coeficientes de absorción. Si bien, dado que es menor la cantidad de PPFD que llega al fotobionte que la que llega a la superficie del líquen, los valores de ETR en líquenes están probablemente sobrestimados. En plantas superiores el ETR se compara con la tasa de asimilación de CO_2 . En los líquenes, el ETR no debe

tomarse como una tasa absoluta de fijación de CO₂, ya que sólo se encuentra una débil relación entre este parámetro y el intercambio gaseoso de CO₂. (Leisner et al., 1997; Sundberg et al., 1997a; Green et al., 1998; Lange et al., 1999b).

PROCEDIMIENTO DE TRABAJO.

Las medidas de fluorescencia se realizaron con un fluorímetro portátil PAM-2000, Walz (Alemania) (descrito en Schroeter et al., 1992), que mediante la utilización del “método del pulso de luz saturante” calcula de forma automática los parámetros de fluorescencia explicados.

Estas medidas se han llevado a cabo sobre la especie líquénica *T. lacunosus* en la localidad de El Cautivo (Desierto de Tabernas). Concretamente, este trabajo se ha realizado en la misma localidad utilizada para el seguimiento de las condiciones microclimáticas a las que se encuentran sometidos los talos de *T. lacunosus* (capítulo II).

Antes de comenzar las medidas se seleccionaron tres talos de ladera este y tres talos de vaguada, y se marcaron para facilitar su identificación. Cada uno de los días en los que se han realizado estos experimentos se comenzaron las medidas justo antes del amanecer, con el fin de poder medir los parámetros F_0 y F_m en condiciones de oscuridad, antes de que los rayos del sol incidieran directamente sobre los talos. Se realizó una medida de F_0 y una de F_m sobre cada talo para poder conocer el valor del parámetro F_v/F_m . A continuación, y coincidiendo ya con el comienzo del amanecer, se empezaron a medir la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Yield), y la tasa aparente de transporte de electrones (ETR). Para ello, sobre cada talo previamente seleccionado y marcado, se hicieron periódicamente tres medidas consecutivas (en tres lacinias distintas), de la señal de fluorescencia con el PAM-2000 utilizando el “método de luz saturante”. Se estuvieron realizando medidas hasta que los talos se deshidrataban y dejaban de emitir fluorescencia.

El PAM-2000 se encuentra equipado con un microsensor de luz y de temperatura (FL-2030, Walz GmbH, FRG), de tal forma que la PPFD incidente en la superficie del talo (expresada en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), así como la T^a del mismo, fueron determinadas de forma simultánea a la medida de fluorescencia. Los pulsos de luz saturante y de medida fueron aplicados sobre la muestra a través de una fibra óptica colocada sobre la lacinia a una distancia de 2-4 mm, formando un ángulo de aproximadamente 60° , y tratando de minimizar al máximo el efecto de sombra sobre la muestra.

En las representaciones gráficas del parámetro Yield frente al tiempo mostradas en los resultados, cada punto representa la media de los nueve valores registrados a esa hora tomando conjuntamente las tres medidas de cada uno de los tres talos de cada exposición. Junto con la media se indica la desviación estándar.

Como ya se ha indicado en la introducción, para que los líquenes activen su metabolismo y puedan emitir fluorescencia es necesario que estén hidratados. Por ello, aquellos días en que las condiciones nocturnas de humedad y temperatura no han sido adecuadas para la hidratación de los líquenes, éstos no han emitido fluorescencia al amanecer y no se han podido realizar medidas. De todas formas en el apartado de resultados se indicarán cuáles han sido estos días y las condiciones que se han dado durante la noche anterior ya que éstas son necesarias para poder estimar como ya se ha indicado antes las condiciones adecuadas para la hidratación de los talos de *T. lacunosus* durante la noche.

Las medidas se han realizado en tres épocas distintas del año. La primera serie de medidas se llevó a cabo en otoño de 1998 (desde el 25 hasta el 27 de Noviembre), la segunda en invierno de 1999 (desde el 26 hasta el 31 de Enero), y la tercera en primavera de 1999 (desde el 20 hasta el 24 de Marzo de 1999).

Durante todo el periodo que duró cada una de las tres series de medidas se registraron de forma paralela las condiciones microclimáticas a las que estuvieron

sometidos los talos de cada una de las exposiciones estudiadas. Estos datos microclimáticos se han registrado tal y como se explicó en el apartado de material y métodos del capítulo II.

Todas las representaciones gráficas mostradas se han realizado utilizando el programa Sigma Plot 4.0.

RESULTADOS.

OTOÑO DE 1998.

Las figuras 45, 46 y 47 muestran las condiciones de temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y PPFD a las que estuvieron sometidos los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este durante los días en que se realizaron las medidas de fluorescencia en otoño de 1998.

Las tres noches comprendidas en este periodo se han caracterizado por presentar valores de HR bastante bajos. Sólo la noche del 24 al 25 de Noviembre, entre las 00:00 y las 9:00 A.M. la vaguada registró una HR comprendida entre el 85 % y el 90 %. En cambio la HR de la ladera este se mantuvo por debajo del 80 % durante toda la noche. Las noches del 25 al 26 y del 26 al 27 de Noviembre, la HR fue muy baja en ambas exposiciones. Apenas ascendió por encima del 75 % en vaguada y del 65 % en ladera.

Es decir ninguna de las tres noches se llegó a alcanzar saturación en la atmósfera, y además, excepto la noche del 24 al 25 de Noviembre, las temperaturas han sido moderadamente altas y se han mantenido bastante estables durante la noche evitando un mayor descenso de la HR del aire y la formación de rocío sobre los talos.

Las medidas de la señal de fluorescencia emitida por las clorofilas de los talos se iniciaron a las 7:30 A.M. de los días 25, 26 y 27 de Noviembre de 1998. Pero parece ser que las condiciones de humedad que tuvieron lugar durante las noches previas a las madrugadas en que se midió la señal de fluorescencia no fueron suficientes como para hidratar los talos hasta un nivel que permitiera la activación de su metabolismo. Los líquenes al amanecer se encontraban aparentemente secos (color pardo y quebradizos), y no emitieron señal de fluorescencia representativa ninguna de las tres madrugadas.

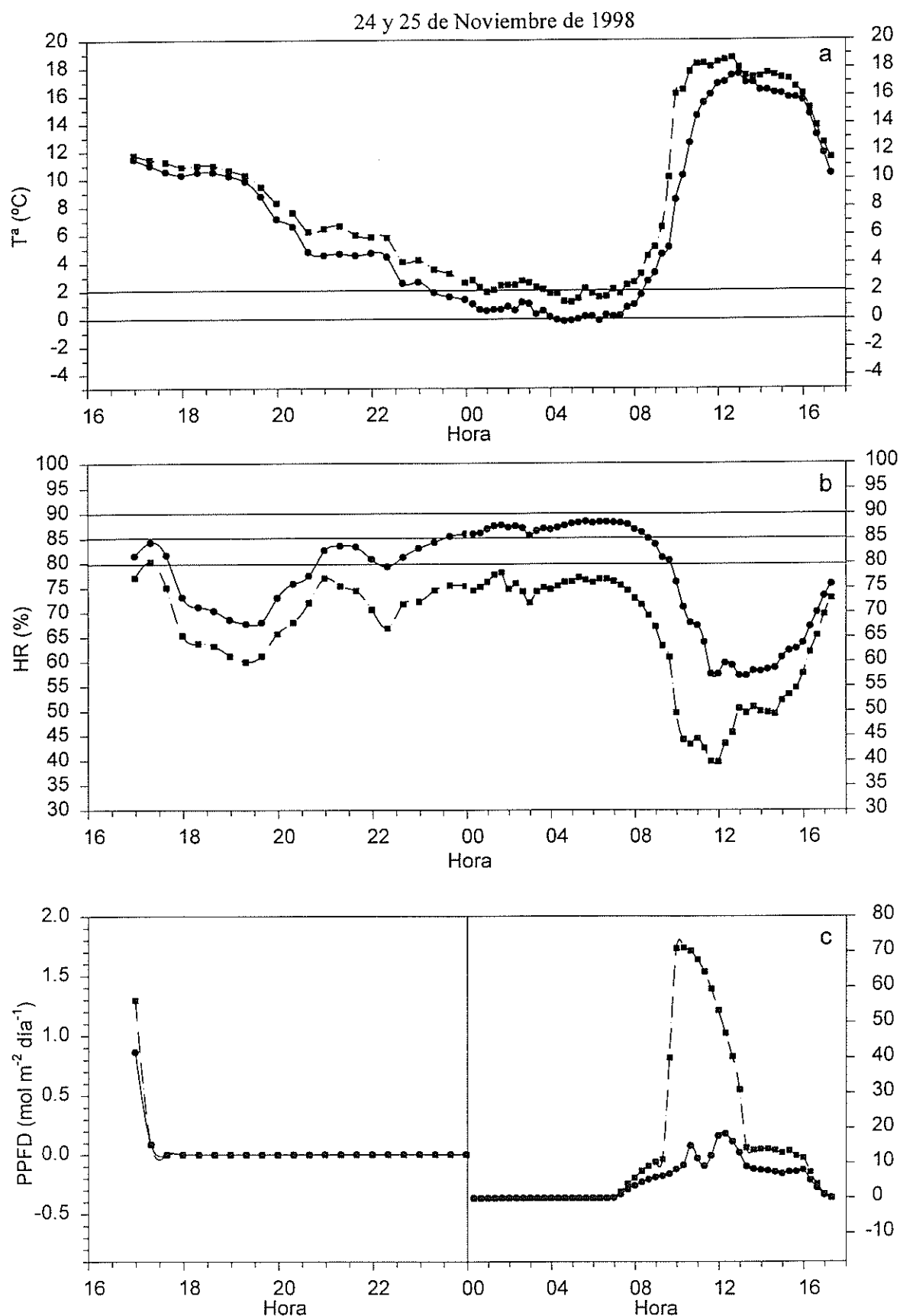


Figura 45. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 24 de Noviembre y las 17:00 del 25 de Noviembre de 1998. En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido: —●— T^a , HR y PPFD en vaguada —■— T^a , HR y PPFD en ladera este

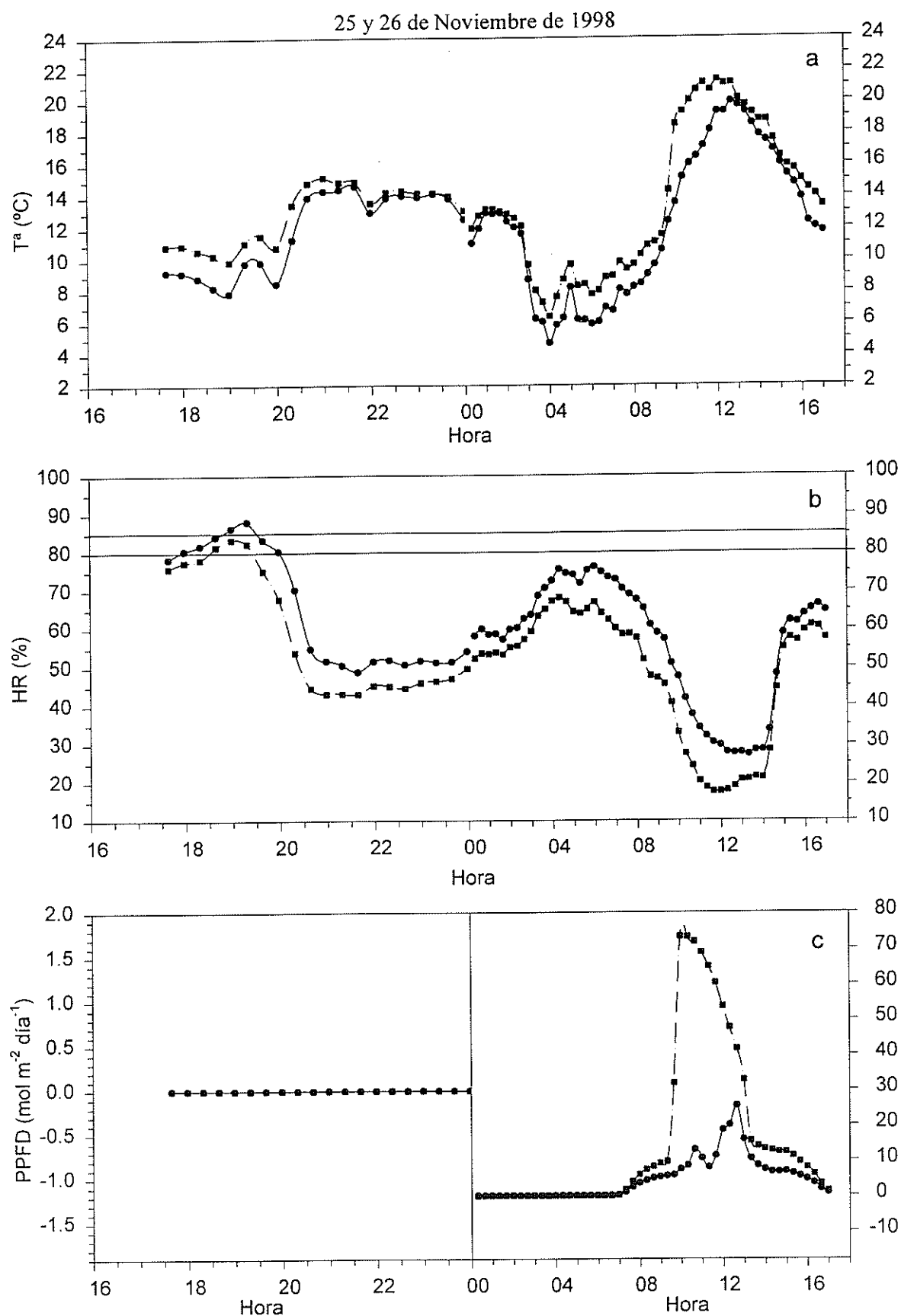


Figura 46. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:30 del 25 de Noviembre y las 17:00 del 25 de Noviembre de 1998. En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido: —●— T_a , HR y PPFD en vaguada —■— T_a , HR y PPFD en ladera este

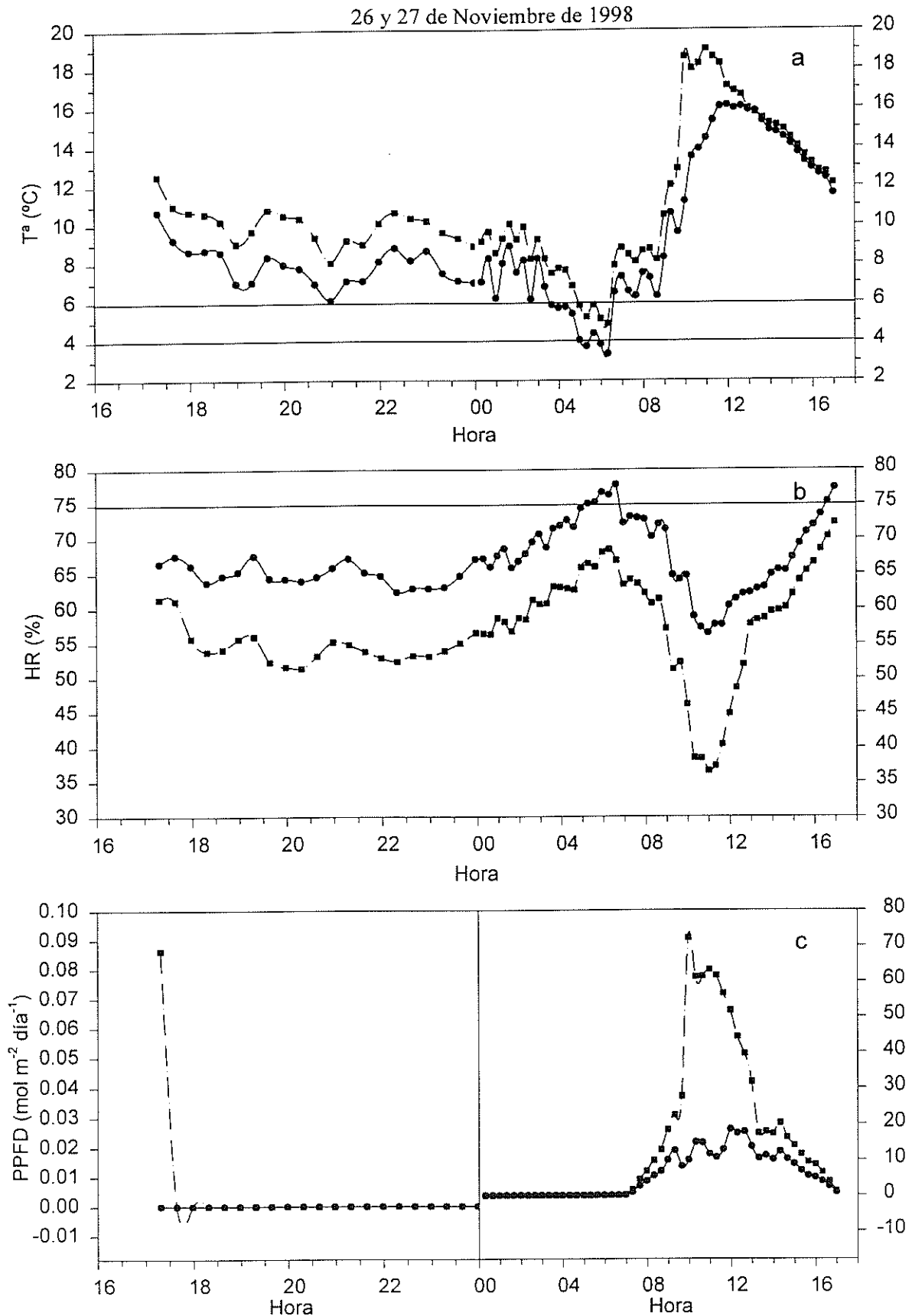


Figura 47. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:30 del 26 de Noviembre y las 17:00 del 27 de Noviembre de 1998. En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido: —●— T^a , HR y PPFD en vaguada —■— T^a , HR y PPFD en ladera este

INVIERNO DE 1999.

Las figuras 48, 49, 50 y 51 muestran las condiciones de temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y PPFD a las que estuvieron sometidos los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este durante los días en que se realizaron las medidas de fluorescencia en invierno de 1999.

En la figura 48 se puede observar un ascenso de la HR desde las 14:00 del día 25, de forma que a las 18:00 de la tarde ya alcanzó un valor del 100 % tanto en vaguada como en ladera. De forma paralela al ascenso de HR se registró un descenso de la T^a de los talos de *T. lacunosus* de ambas exposiciones, que se mantuvo incluso después de alcanzar la saturación (100 % de HR) en el aire. Este descenso de la T^a de los talos una vez alcanzado el 100 % de HR en el aire, dio lugar a la formación de rocío sobre los talos de ambas exposiciones. Es decir descendió la temperatura por debajo del punto de rocío.

Entre las 18:00 de la tarde del 26 y las 22:00 de la noche, de nuevo la HR alcanzó valores del 100 % en ambas exposiciones. Durante este periodo, la T^a de los talos se mantuvo muy constante por lo que no es probable que tuviera lugar la condensación sobre los talos. A partir de las 22:00 se registró un ascenso de la T^a que dio lugar a un importante descenso de la HR en ambas exposiciones. Así, el resto de la noche, la HR de la vaguada se mantuvo entre un 90-95 %, descendiendo durante un corto periodo hasta un 85 %, y en la ladera la HR apenas superó ya el 85 % (figura 49).

En la figura 50 se observa que entre las 19:00 PM del 28 de Enero y las 08:00 AM del 29 de Enero, la HR en la vaguada fue del 100 % exceptuando un corto periodo entre aproximadamente la 1:00 y las 2:00 AM en que como consecuencia de un pequeño aumento de la T^a , la HR descendió hasta un 95 %. Es decir en la vaguada se alcanzó saturación la noche del 28 al 29 de Enero. Sin embargo la T^a de los talos se mantuvo muy constante durante toda la noche, por lo que a pesar de las condiciones de saturación en el aire no tuvo lugar la formación de rocío sobre los talos de vaguada.

La ladera también presentó saturación del aire entre las 19:00 PM del 28 de Enero y las 24:00, pero también sin posibilidad de condensación sobre los talos ya que una vez alcanzado el 100 % de HR, la T^a de los talos se mantuvo constante. Se observó al igual que en vaguada un aumento de la T^a alrededor de la 1:00 PM del 29, que dio lugar a un descenso de la HR en la ladera, de forma que el resto de la noche apenas superó el 90 % (figura 50).

La figura 51 muestra que desde las 18:30 PM del 29 de Enero hasta las 11:00 AM del 30 de Enero, la HR de la vaguada se mantuvo entre un 95 % y un 100 %. Es decir, durante toda la noche se alcanzó saturación del aire o se estuvo muy cerca. Si bien, al igual que ocurrió la noche anterior, la temperatura de los talos se mantuvo muy constante, impidiendo la formación de rocío sobre los talos. En la ladera se registraron valores de HR mucho más bajos que en la vaguada. No se alcanzó el 90 % de HR hasta las 04:00 AM, y sólo entre las 04:00 AM y las 08:00 AM ascendió las HR hasta alcanzar el 95 %.

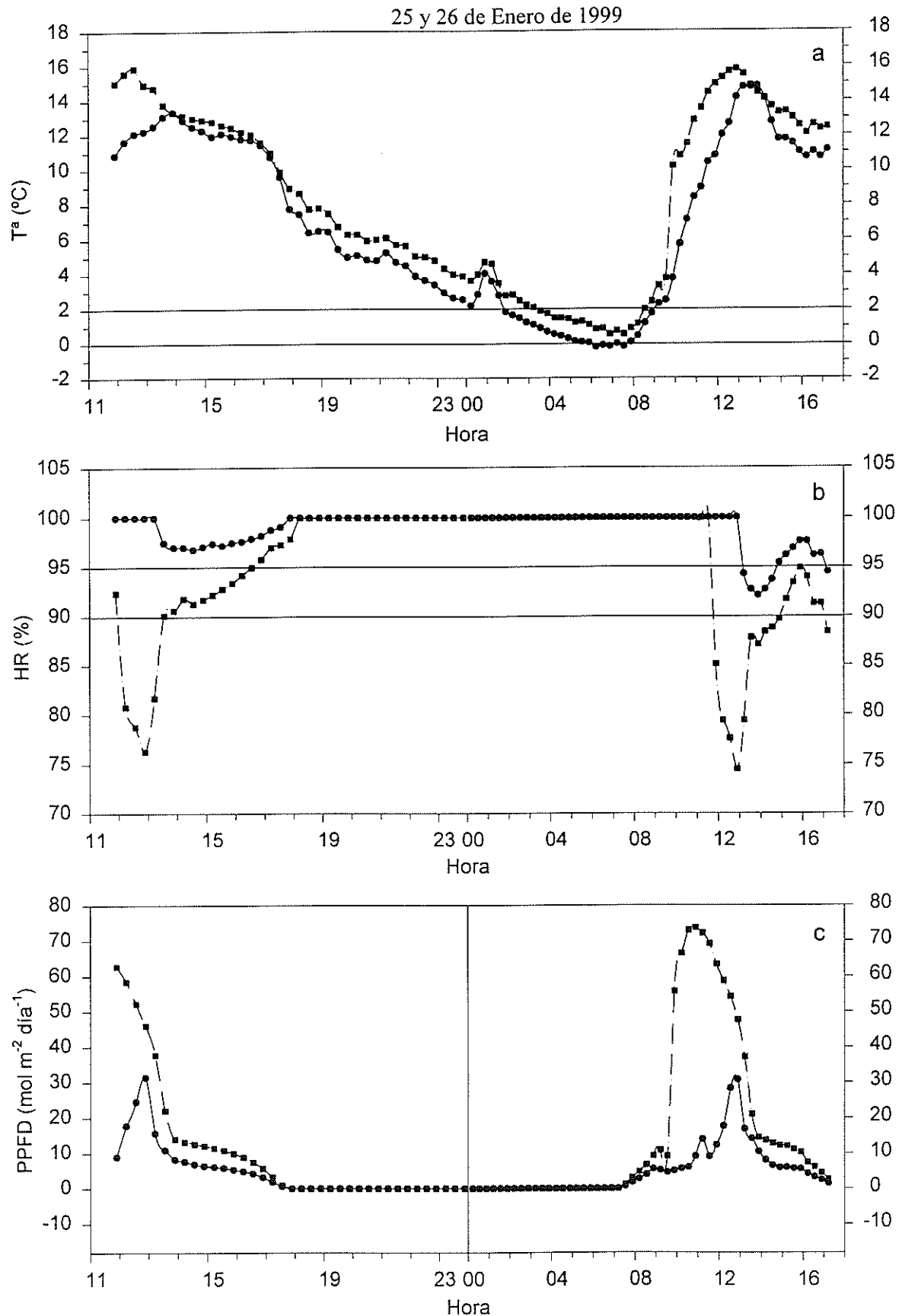


Figura 48. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 12:00 del 25 de Enero y las 17:00 del 26 de Enero de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido: —●— T^a , HR y PPFD en vaguada
 —■— T^a , HR y PPFD en ladera este

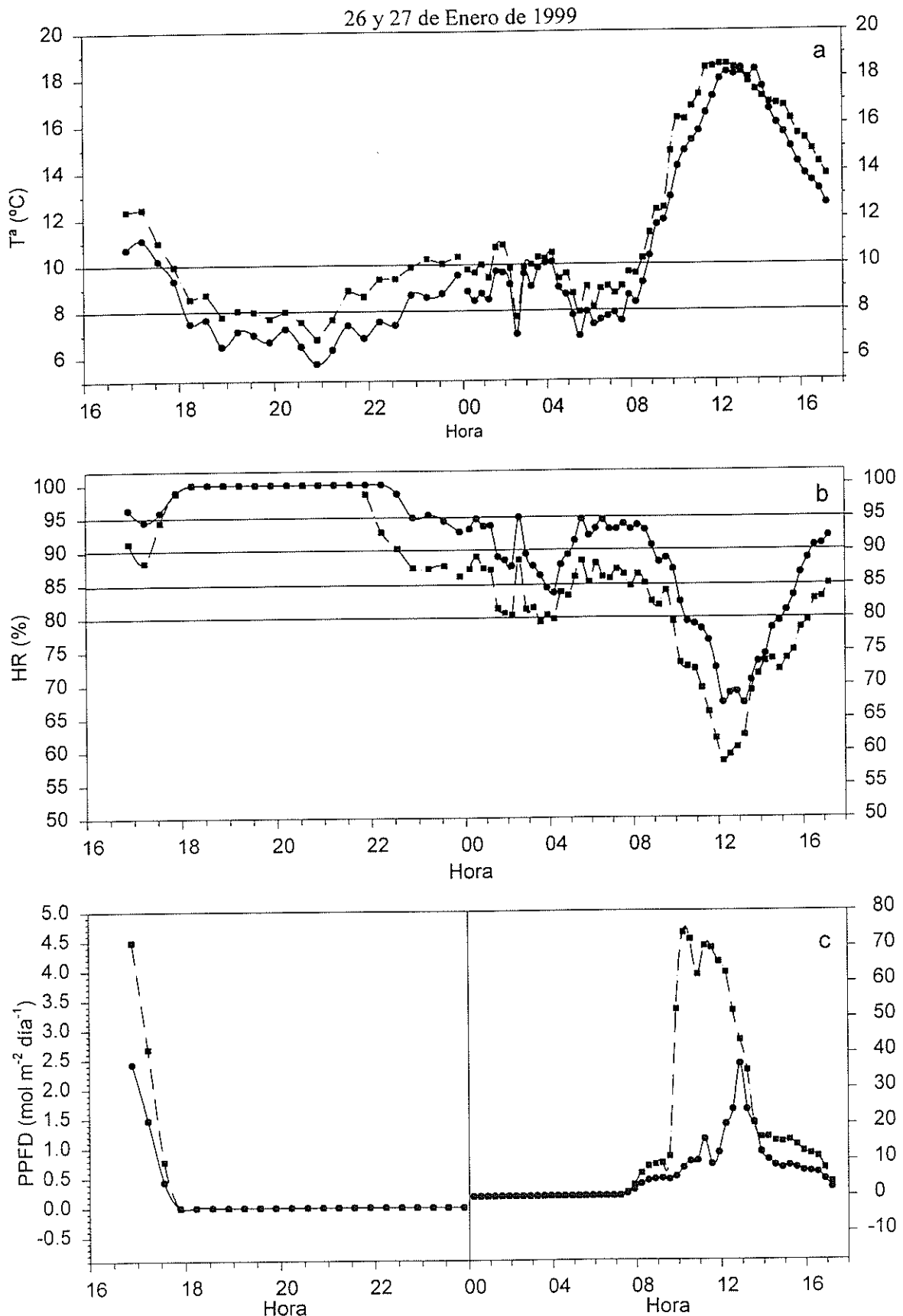


Figura 49. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 26 de Enero y las 17:00 del 27 de Enero de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido:

—●— T^a , HR y PPFD en vaguada

—■— T^a , HR y PPFD en ladera este

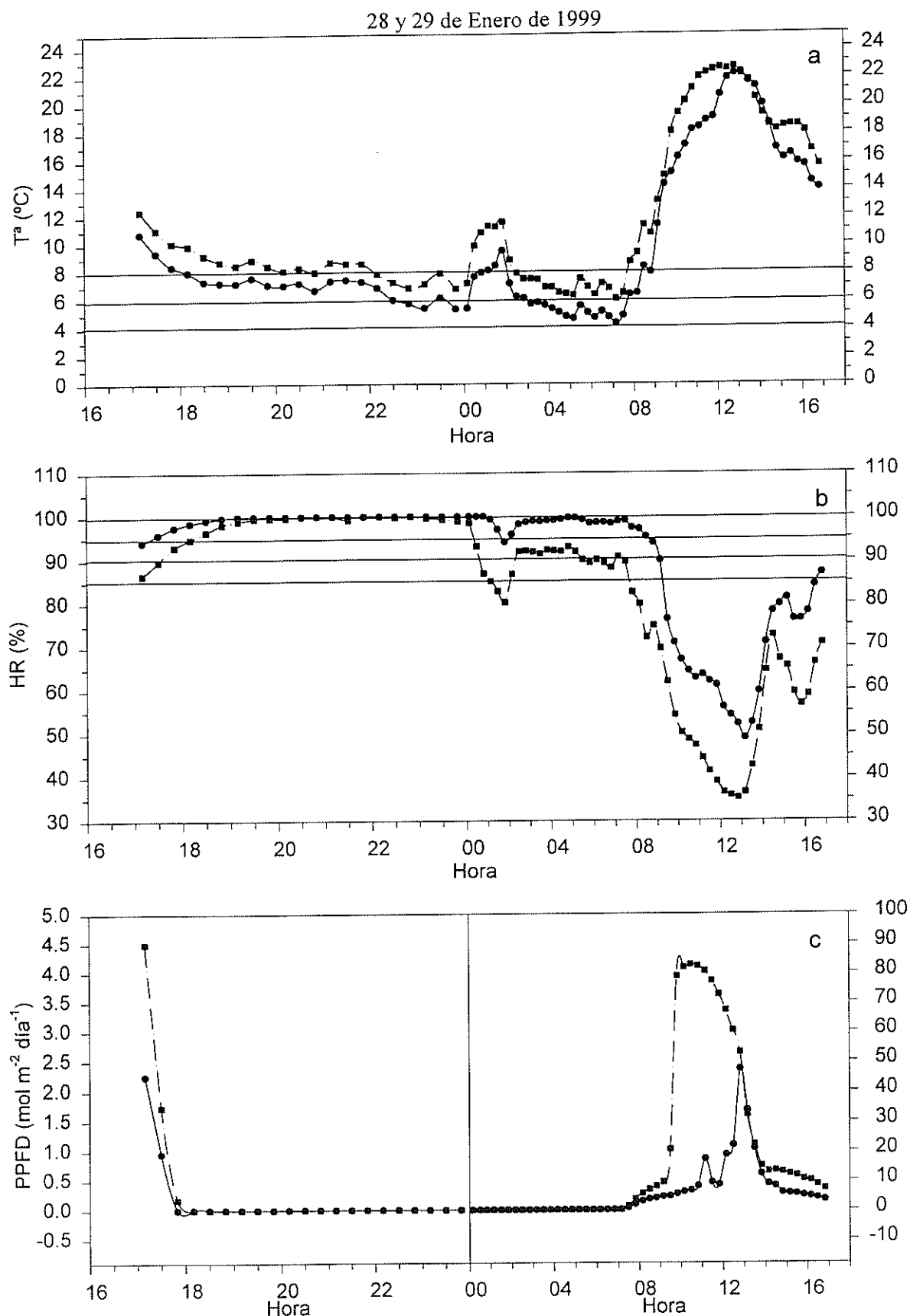


Figura 50. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 28 de Enero y las 17:00 del 29 de Enero de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido:

- T^a , HR y PPFD en vaguada
- T^a , HR y PPFD en ladera este

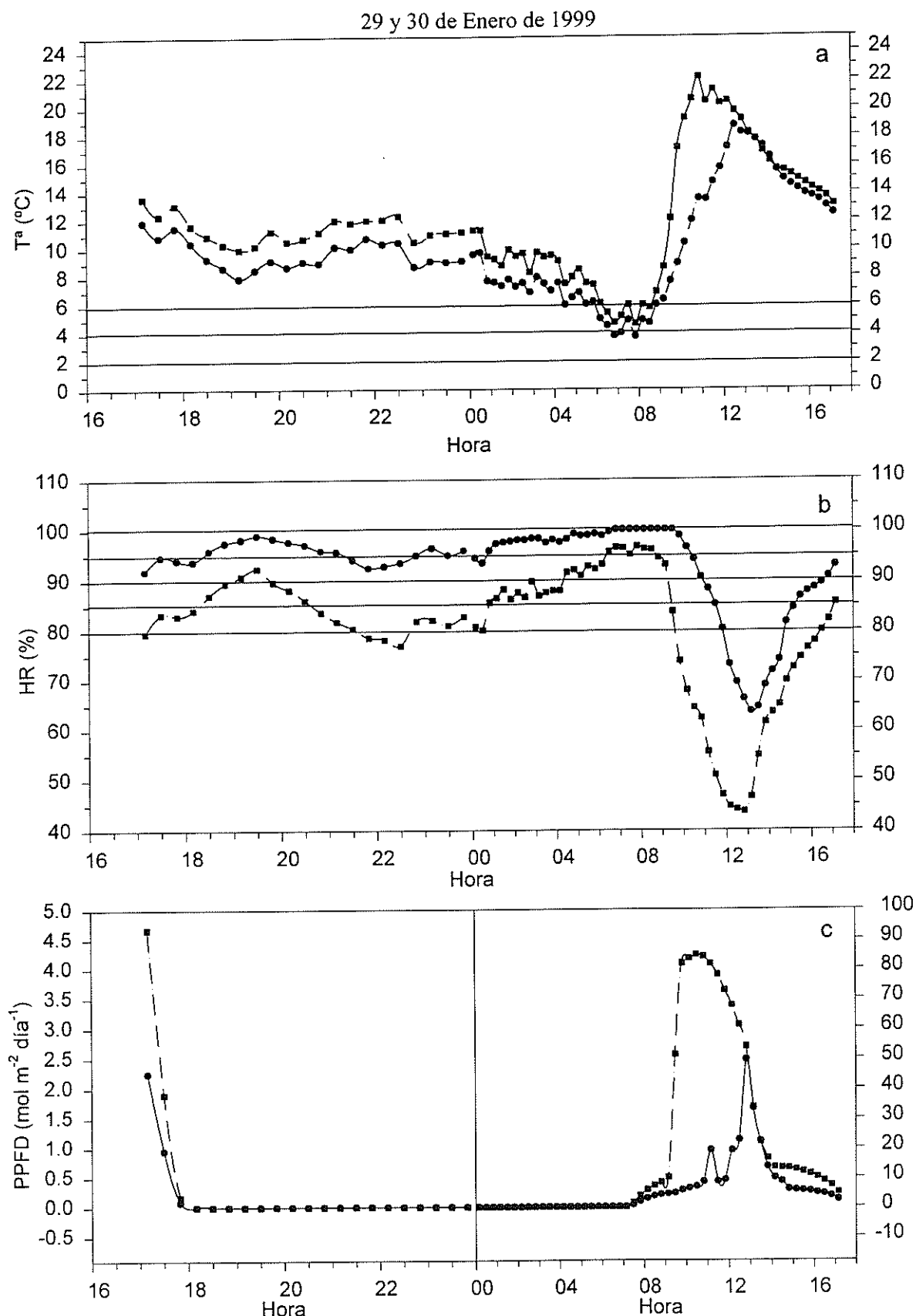


Figura 51. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 29 de Enero y las 17:00 del 30 de Enero de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido: —●— T^a , HR y PPFD en vaguada

—■— T^a , HR y PPFD en ladera este

Los días 26, 27, 29 y 30 de Enero de 1999, se iniciaron justo antes del amanecer las medidas de la señal de fluorescencia emitida por las clorofilas de los talos. De nuevo, al igual que ocurrió en el otoño de 1998, parece que las condiciones de humedad que tuvieron lugar durante las noches previas a las madrugadas de los días 27, 29 y 30 no fueron suficientes como para hidratar los talos hasta un nivel que permitiera la activación de su metabolismo. Únicamente al amanecer del día 26 de Enero los talos líquénicos emitieron fluorescencia.

Es decir, sólo se pudo medir fluorescencia a la mañana siguiente de la única noche del periodo de medida en que hubo formación de rocío sobre los talos. Éstos se fueron hidratando durante la noche a partir del agua líquida que iba condensando sobre ellos, de forma que al amanecer presentaron el color verde brillante y la textura resistente que adquiere este liquen cuando presenta un contenido hídrico igual o superior al óptimo para la FN. Además el valor de F_v/F_m medido antes del amanecer en los talos de ambas exposiciones presentó un valor de 0.7. Este es un valor óptimo en líquenes que indica que el PSII se encuentra preparado para realizar el trabajo fotosintético.

El estudio de intercambio gaseoso de CO_2 realizado en el laboratorio (capítulo III.II), mostró que *T. lacunosus* presenta color verde cuando su contenido hídrico es superior al óptimo para la FN. Justo en el punto en el que el color verde empezaba a perderse y a tornarse marrón parduzco, (color del talo seco o poco hidratado), la FN alcanzaba su valor óptimo. Por tanto, aunque no se han realizado determinaciones del peso de los talos y por tanto no se ha controlado su contenido hídrico de forma paralela a las medidas de fluorescencia, el característico cambio de color de este liquen nos ha permitido visualizar si con la hidratación nocturna se encontraba al amanecer en un nivel de hidratación superior o inferior al óptimo para la FN.

El resto de los días, a pesar de que por las noches se mantuvieron en vaguada valores de HR cercanos al 100 %, al no haber un descenso de temperatura que permitiera la condensación sobre los talos, parece que éstos no pudieron hidratarse sólo

a partir del vapor de la atmósfera ya que al amanecer se encontraban aparentemente secos (color pardo y quebradizos), y no emitieron señal de fluorescencia representativa.

La figura 52a muestra los parámetros “yield” y ETR calculados a partir de la señal de fluorescencia emitida por los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera el día 26 de Enero de 1999. Las medidas se iniciaron antes del amanecer con el fin de realizar la primera en oscuridad, de forma que el primer valor indicado en la gráfica equivale al parámetro F_v/F_m . Las medidas finalizaron a las 12:30 PM debido a un problema técnico. En ese momento los talos de ladera ya estaban totalmente secos y metabólicamente inactivos, mientras que los de vaguada todavía estaban hidratados.

Las figuras 52b y 52d muestran las condiciones de HR y PPFD que hubo en vaguada y ladera durante el periodo matinal de medida, y la figura 52 c muestra la T^a que presentaron los talos de ambas exposiciones también durante el periodo de medida.

En esta figura se observa que en la ladera, la PPFD incidente además de ser mucho más alta que en la vaguada, a las 9:30 experimentó un brusco y marcado ascenso de forma que a las 10:00 AM la cantidad de PPFD incidente en la ladera era casi seis veces mayor que en la vaguada. De forma paralela a este ascenso de la PPFD en la ladera, se observó también un ascenso de la T^a de los talos de ladera de aproximadamente 7°C , mientras que en la vaguada el ascenso de la T^a de los talos a lo largo de la mañana fue mucho más lento y suave. Así, durante toda la mañana la T^a fue más alta en los talos de ladera que en los de vaguada.

La alta y temprana PPFD incidente en la ladera, junto con la mayor T^a que han presentado los talos de ladera frente a los de vaguada, ha provocado que la HR descienda por debajo del 100 % mucho antes en ladera que en vaguada. Así, hacia las 11:30 se perdió bruscamente el 100 % de HR en ladera, mientras que en vaguada, a las 12:30 cuando se acabaron las baterías, todavía había un 100 % de HR.

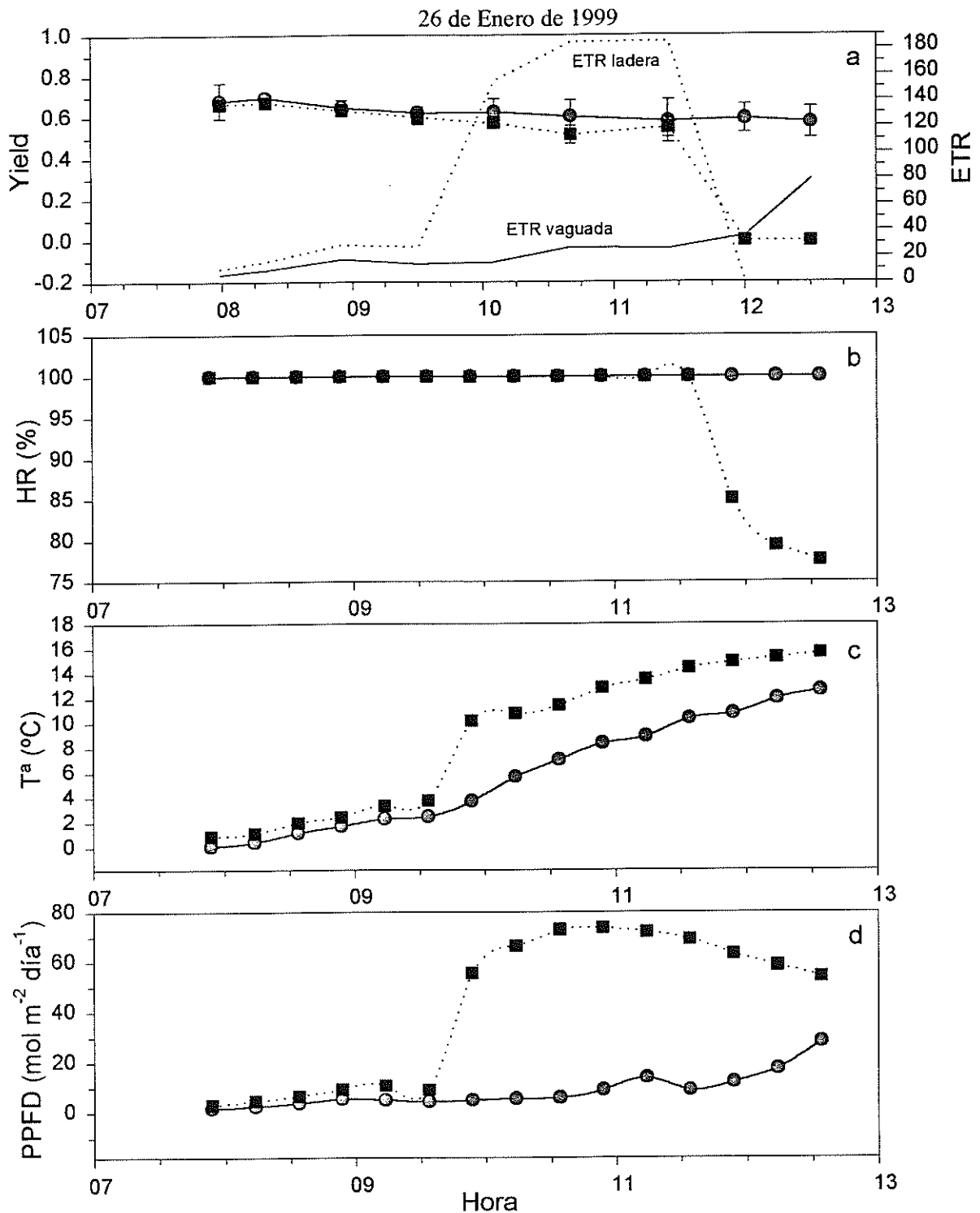


Figura 52. (a) Parámetros Yield y ETR calculados a partir de la señal de fluorescencia emitida por los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este el día 26 de Enero de 1999. Cada punto representa la media de los nueve valores registrados para cada hora tomando conjuntamente las tres medidas realizadas en cada uno de los tres talos seleccionados en cada exposición. Junto con la media se representa la desviación standard.

- (b) Condiciones de humedad relativa registradas en vaguada y ladera durante el periodo de medida de la señal de fluorescencia.
 (c) Temperatura de los talos de vaguada y ladera durante el periodo de medida.
 (d) PPFD registrada en vaguada y ladera durante el periodo de medida.

En las 4 gráficas los símbolos utilizados son: —●— Yield, HR, Tª y PPFD en vaguada
 ...■... Yield, HR, Tª y PPFD en ladera

En la gráfica (a) se observa claramente como los valores de Yield reflejan las condiciones microclimáticas a las que están sometidos los talos de cada una de las exposiciones. La alta eficiencia fotoquímica del PS II - Yield - que presentaron los talos de vaguada al amanecer, que indica que estaban hidratados, se mantuvo hasta el momento en que se finalizó la toma de datos, coincidiendo con un mantenimiento de un 100 % de HR en vaguada durante todo ese periodo. Igualmente, los talos de exposición este han presentado valores de Yield altos hasta el mismo momento en que en ladera se perdió el 100 % de HR. A partir de ese momento se registró un rápido descenso de los valores de Yield de los talos de ladera este, que fue acompañado por el descenso del ETR y por un cambio de tonalidad de los talos (se volvieron de nuevo marrones y quebradizos). Este descenso del Yield y ETR fue paralelo a la deshidratación de los talos, y fue indicando el proceso de inactivación metabólica de los mismos. A las 12:00 PM ya estaban totalmente secos y no se registró señal de fluorescencia.

El descenso de la HR por debajo del 100 % implica la evaporación del agua líquida que había condensada sobre los talos. En la ladera, a las 11:30 AM tuvo lugar un rápido y brusco descenso de la HR que dio lugar a la pérdida del rocío condensado sobre los talos. En cambio en la vaguada, a las 12:30 (momento en que finalizaron las medidas), la HR todavía estaba en el 100 %. Como consecuencia, los talos que se desarrollan en la ladera se deshidrataron de forma rápida (igual que el descenso de la HR), y por tanto finalizaron su periodo matinal de actividad metabólica por lo menos una hora antes que los talos de vaguada.

PRIMAVERA DE 1999.

Las figuras 53, 54, 55, 56 y 57 muestran las condiciones de temperatura (T^a), humedad relativa (HR) y PPFD a las que estuvieron sometidos los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este durante los días en que se realizaron las medidas de fluorescencia en primavera de 1999.

En las figuras 53, 54 y 55 se observa el mismo efecto que se explicó en la figura 50. Los tres días se registró desde muy temprano (7:00 PM) la saturación en el aire, es decir la llegada al 100 % de HR. Y las tres noches, una vez alcanzado el punto de rocío, la temperatura descendió por debajo del mismo. Es decir, las tres noches representadas en las tres figuras mencionadas hubo condensación sobre los talos, lo cual les permitió hidratarse lo suficiente como para emitir al amanecer una señal de fluorescencia con un valor de F_v/F_m del orden de los valores óptimos medidos para líquenes.

En la figura 56, aunque es posible que entre las 9:00 PM y las 11:30-0:00 PM del 22 hubiera una cierta condensación sobre los talos, se observa a partir de las 0:00 PM un descenso de la HR, (posiblemente debido a la llegada de una masas de aire frío y seco ya que también descendió la temperatura), que provocó la pérdida del posible rocío formado y la deshidratación de los talos de forma que al amanecer estaban secos y no emitieron señal de fluorescencia.

En la figura 57, aunque se observa saturación atmosférica en ambas exposiciones desde las 0:00 PM, no está clara la condensación sobre los talos ya que el periodo de saturación coincide con un periodo de temperatura estable. Es decir la temperatura no descendió por debajo de la temperatura de rocío. Pero independientemente de la posible condensación, el periodo de saturación coincidió con un periodo de lluvia débil, lo cual permitió que los talos se hidrataran durante la noche a partir del agua de lluvia, presentando señal de fluorescencia significativa al amanecer. El descenso de T^a que tuvo lugar hacia las 0:00 de forma paralela al aumento de HR fue debido a que comenzó a llover. Esa lluvia se mantuvo hasta aproximadamente la 1.00 AM, momento en que dejó de llover. Sin embargo, puesto que la HR se mantuvo en saturación, los talos permanecieron hidratados hasta las 3:00 en que comenzó a llover de nuevo hasta las 5:00 AM. Desde el momento en que dejó de llover hasta la salida del sol, la HR permaneció con un valor de 100 %, lo cual permitió que los líquenes mantuvieran su contenido hídrico hasta el momento en que amaneció y pudimos medir la señal de fluorescencia.

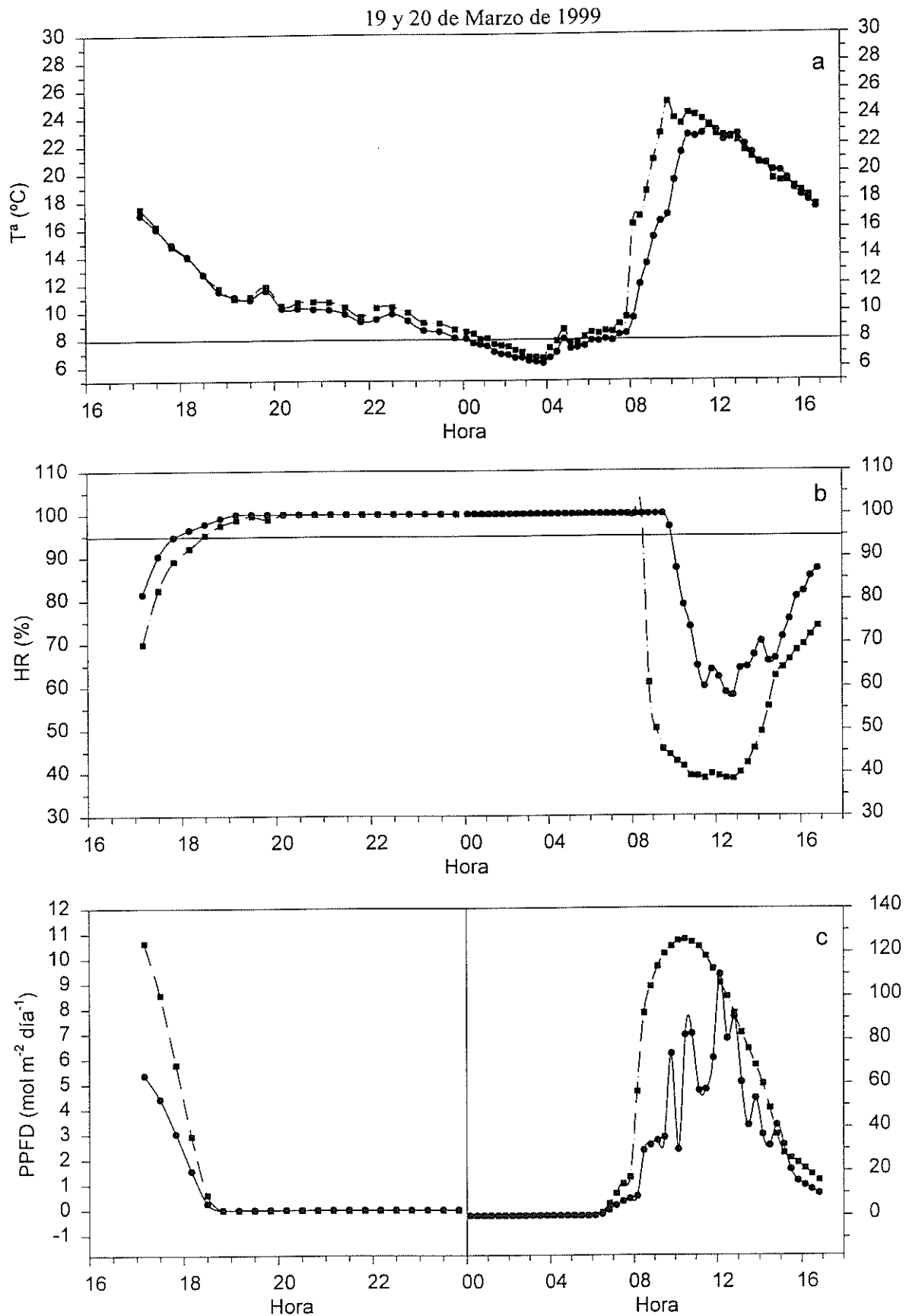


Figura 53. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 19 de Marzo y las 17:00 del 20 de Marzo de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido:

- T^a , HR y PPFD en vaguada
- T^a , HR y PPFD en ladera este

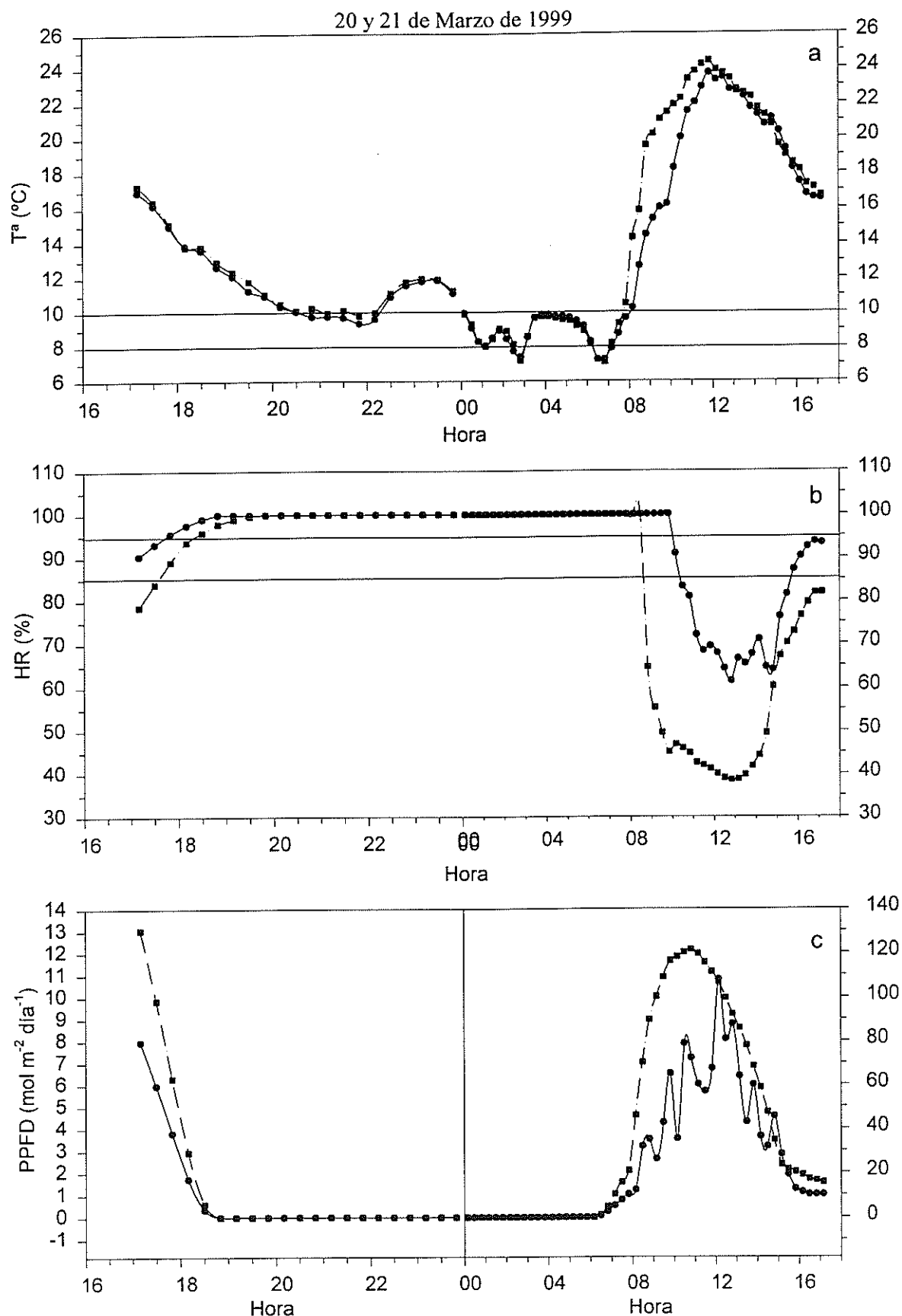


Figura 54. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 20 de Marzo y las 17:00 del 21 de Marzo de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido:

- T^a , HR y PPFD en vaguada
- -■- - T^a , HR y PPFD en ladera este

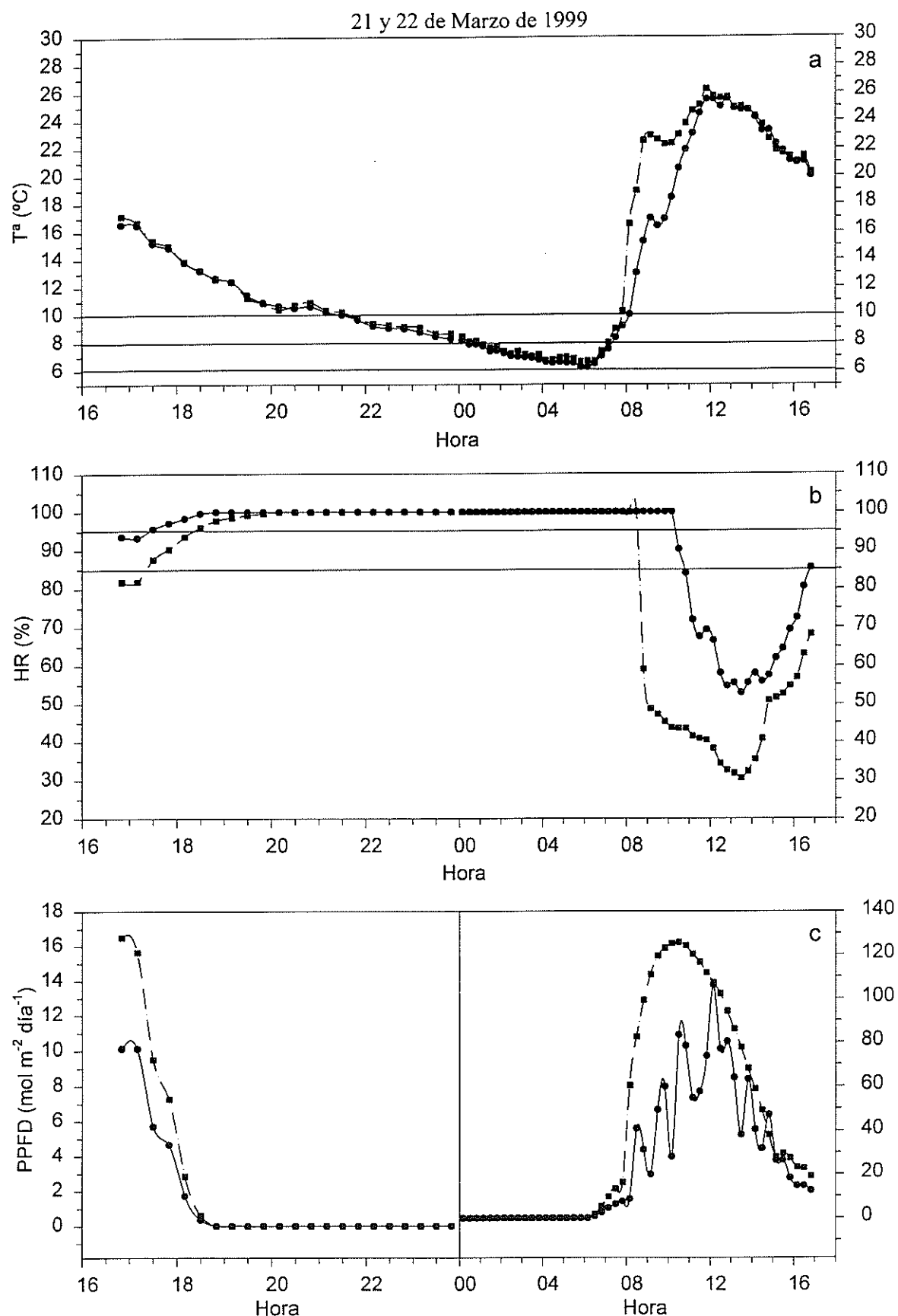


Figura 55. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 21 de Marzo y las 17:00 del 22 de Marzo de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido: —○— T^a , HR y PPFD en vaguada
—■— T^a , HR y PPFD en ladera este

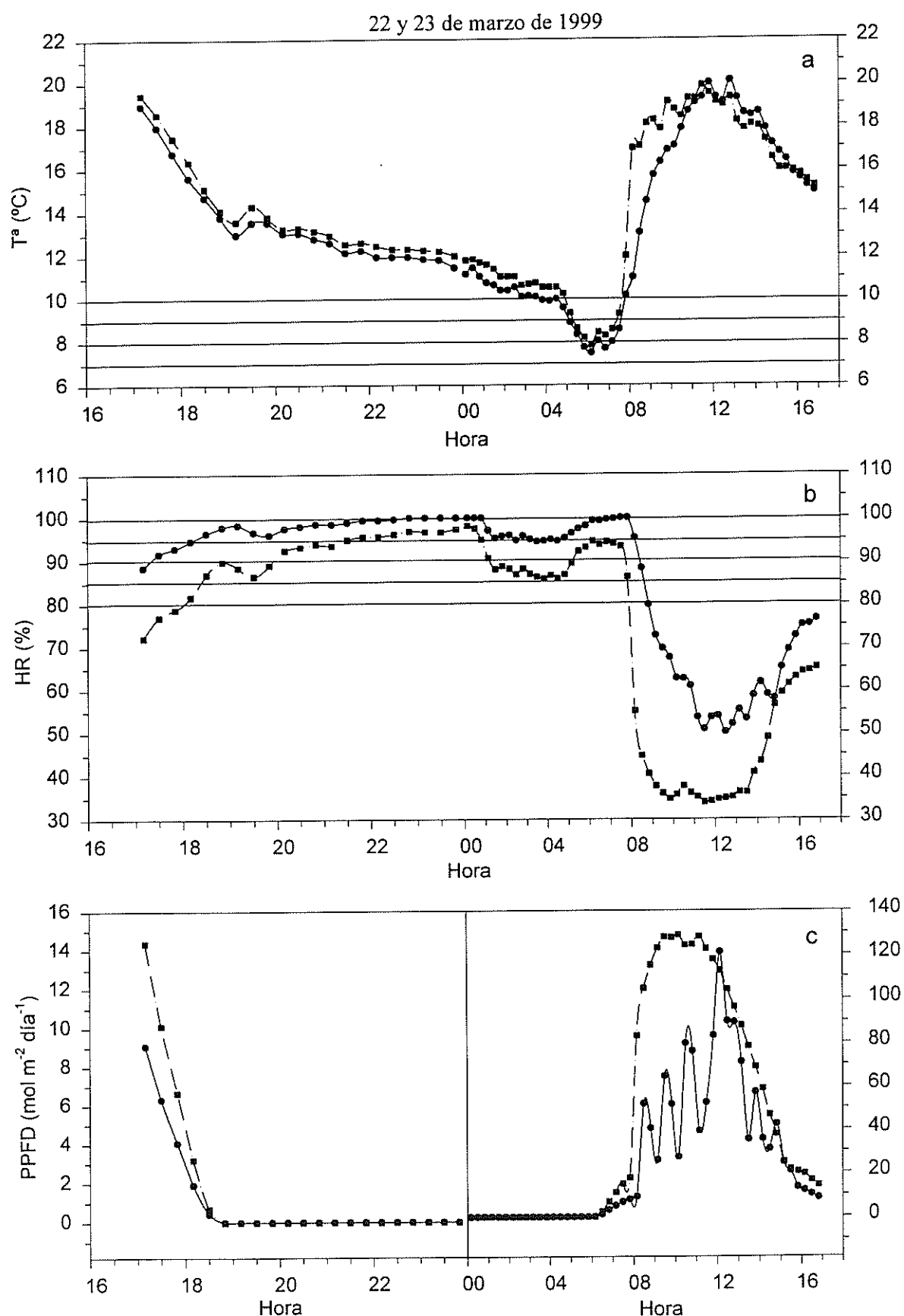


Figura 56. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 22 de Marzo y las 17:00 del 23 de Marzo de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido: —●— T^a , HR y PPFD en vaguada
 —■— T^a , HR y PPFD en ladera este

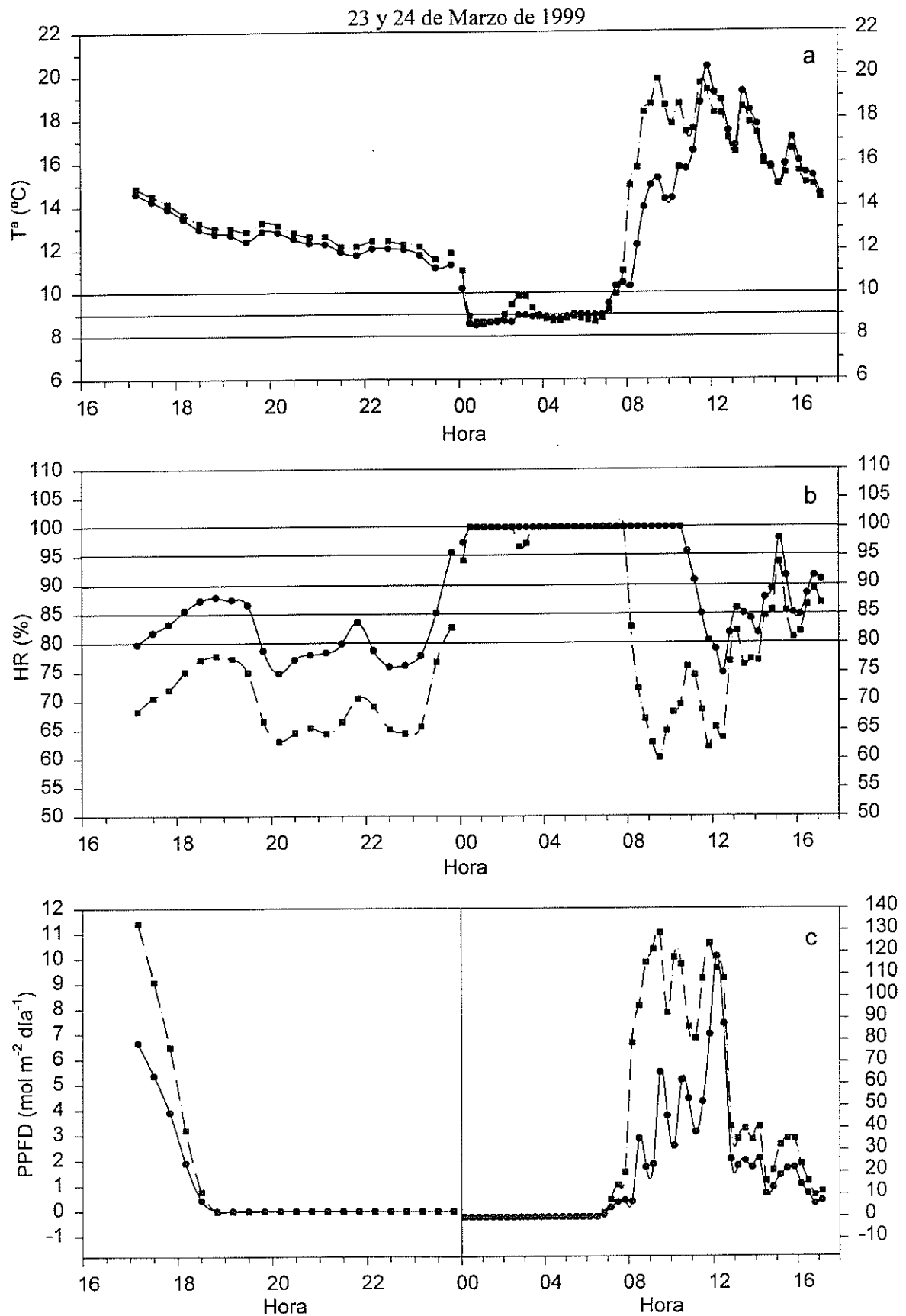


Figura 57. Temperatura que presentaron los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este (a), y condiciones de humedad relativa (b) y PPFD (c) a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones entre las 17:00 del 23 de Marzo y las 17:00 del 24 de Marzo de 1999.

En las tres gráficas los símbolos utilizados han sido:

—●— T^a , HR y PPFD en vaguada

—■— T^a , HR y PPFD en ladera este

Las figuras 58, 59, 60 y 61 muestran los parámetros Yield y ETR calculados a partir de la señal de fluorescencia emitida por los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera los días 20, 21, 22 y 24 de Marzo de 1999. Las medidas se iniciaron antes del amanecer con el fin de realizar la primera en oscuridad, de forma que el primer valor indicado en la gráfica equivale al parámetro F_v/F_m . Las medidas se dieron por finalizadas en el momento en que los talos de ambas exposiciones se encontraban secos.

En estas figuras se muestran también las condiciones de HR y PPFD que se registraron en vaguada y ladera durante cada uno de los periodos matinales de medida, así como las temperaturas que presentaron los talos de ambas exposiciones también durante cada periodo de medida.

La madrugada y mañana del 20 de Marzo (figura 58), se observa un comportamiento muy parecido al indicado el 26 de Enero de 1999. Un poco antes de las 8:00 AM se inició un rápido ascenso de la PPFD incidente en la ladera de forma que a las 8:30 fue cinco veces mayor la PPFD incidente en ladera que en la vaguada. En vaguada la PPFD incidente fue aumentando durante el transcurso de la mañana, pero de forma mucho más suave que en la ladera, siendo además durante toda la mañana más baja la PPFD incidente en vaguada que en ladera. Paralelamente al ascenso de PPFD en ladera, tuvo lugar un ascenso de la temperatura de los talos, siendo a las 8:30 AM, 4 ° C más alta la T^a de los talos de ladera que la de los talos de vaguada. Asimismo, durante toda la mañana se mantuvo la temperatura de los talos de vaguada por debajo de la de los talos de ladera.

De nuevo, al igual que ocurrió el día 26 de Enero, la más alta y temprana PPFD incidente en la ladera junto con la mayor T^a que han presentado los talos de ladera frente a los de vaguada, ha provocado el descenso de la HR que había al amanecer - 100 % - mucho antes en ladera que en vaguada. Así a las 8:30 ya se observa el brusco y rápido descenso de la HR en ladera mientras que en vaguada se mantuvo la HR del 100 % y por tanto no se inició la deshidratación de los talos hasta las 9:30 AM. Además el descenso de la HR fue mucho más suave y lento en vaguada que en ladera.

Estas diferencias en las condiciones microclimáticas, y más concretamente en el descenso de la HR atmosférica, se reflejaron claramente en la señal de fluorescencia emitida por los talos de cada una de las exposiciones. Al amanecer, tras la hidratación nocturna a partir del rocío, los talos de ambas exposiciones presentaron valores de F_v/F_m altos (0.65 ± 0.05 y 0.68 ± 0.14 los talos de vaguada y ladera este respectivamente). Esto, junto con el color verde de los talos mostró que estaban hidratados y metabólicamente activos. Los talos de cada una de las exposiciones mantuvieron valores altos de Yield hasta el momento en se perdió la saturación atmosférica. También coincidiendo con el descenso de la HR los talos perdieron su tonalidad verde y se tornaron parduzcos (color que presentan en seco). Así, a las 8:30 AM los talos este ya presentaban valores de Yield bastante más bajos que el valor medido al amanecer, mientras que en la vaguada se mantuvieron valores parecidos a los medidos al amanecer hasta las 9:30 AM. En ambas exposiciones en el momento en que el aumento de la PPFD incidente y de la temperatura provocaron el rápido descenso de la HR del aire, se registró un descenso igual de rápido en los valores de Yield y ETR de los talos. Es decir la deshidratación e inactivación metabólica de los talos tuvo lugar de forma muy rápida en el momento en que se perdió la saturación atmosférica.

En las figuras restantes se vuelve a observar que las mayores y más tempranas temperaturas y PPFD incidentes en ladera que en vaguada provocan un descenso de la HR de saturación aproximadamente 1h y 30 minutos a 2h antes en la ladera que en la vaguada. Como consecuencia los talos de vaguada comienzan a deshidratarse mucho más tarde que los talos de ladera por lo que, además de tener un periodo de actividad metabólica casi 2 h más largo, presentan valores de yield más altos que en la ladera durante el periodo en que se mantiene la actividad. Esto indica un mejor aprovechamiento de los fotones absorbidos para el trabajo fotosintético.

En todas las figuras se observa también como aunque los talos de las dos exposiciones están separados entre sí sólo por unos metros, se encuentran sometidos a condiciones de PPFD muy diferentes - hacia las 8:30 AM los talos de ladera este están ya sometidos a PPFD de $800-1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que los de vaguada no reciben más de $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esta importante diferencia en los valores de PPFD incidente

da lugar a valores de ETR mucho más elevados en los talos de ladera este que en los de vaguada.

En todas las figuras se puede observar también que el descenso del Yield va acompañado de un descenso paralelo del ETR. Además, los talos presentaron siempre un color verde al amanecer, característico de talos hidratados, que fue tornándose pardo a medida que el Yield y ETR iban acercándose a cero. Todo esto corrobora que el descenso medido en los valores de Yield de los talos está causado por la deshidratación de los mismos, y que los periodos de actividad metabólica son mucho más cortos en los talos de ladera que en los de vaguada.

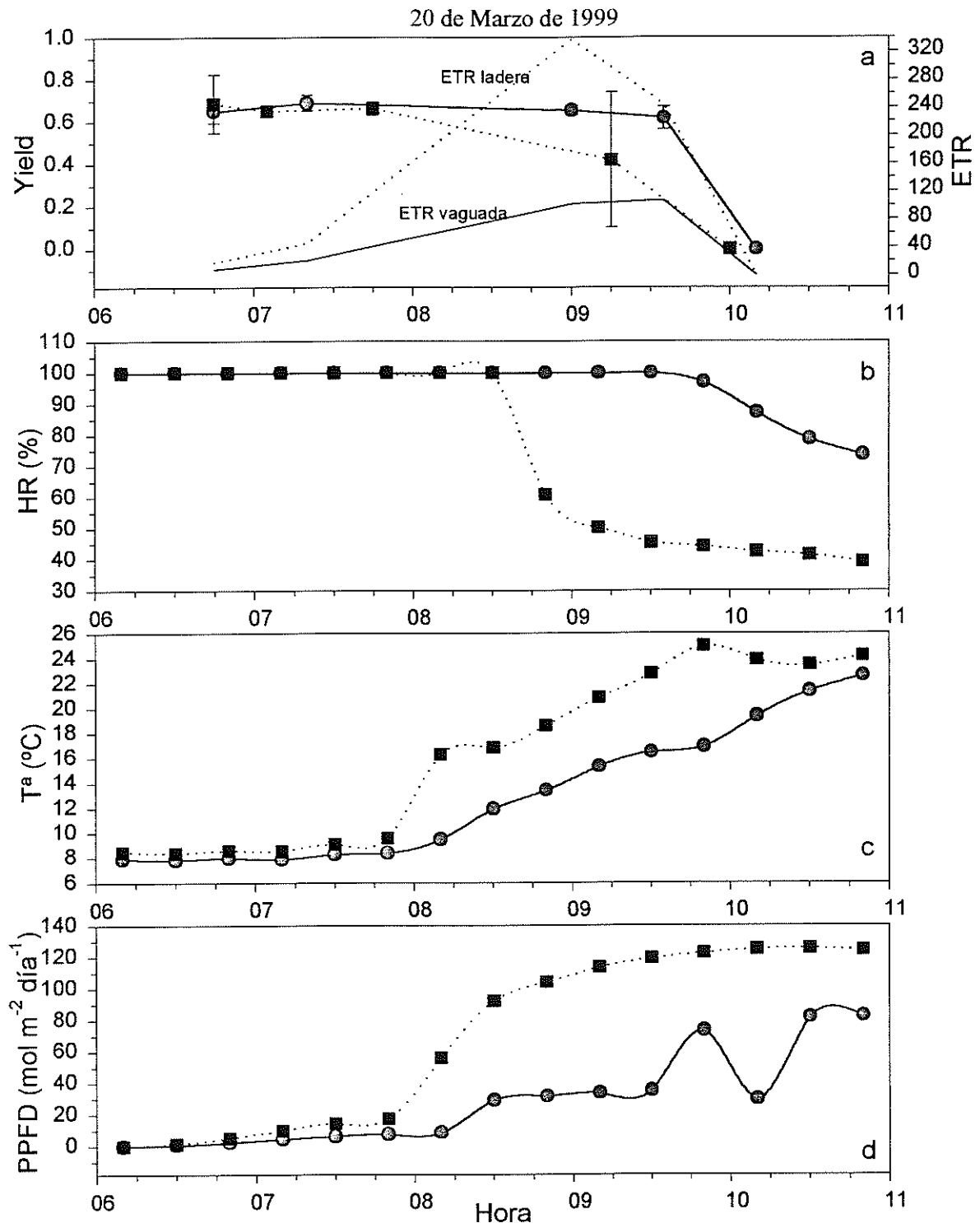


Figura 58. (a) Parámetros Yield y ETR calculados a partir de la señal de fluorescencia emitida por los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este el día 20 de Marzo de 1999. Cada punto representa la media de los nueve valores registrados para cada hora tomando conjuntamente las tres medidas realizadas en cada uno de los tres talos seleccionados en cada exposición. Junto con la media se representa la desviación standard. (b) Condiciones de humedad relativa registradas en vaguada y ladera durante el periodo de medida de la señal de fluorescencia. (c) Temperatura de los talos de vaguada y ladera durante el periodo de medida. (d) PPFD registrada en vaguada y ladera durante el periodo de medida.

En las 4 gráficas los símbolos utilizados son: —●— Yield, HR, Tª y PPFD en vaguada
 ...■... Yield, HR, Tª y PPFD en ladera

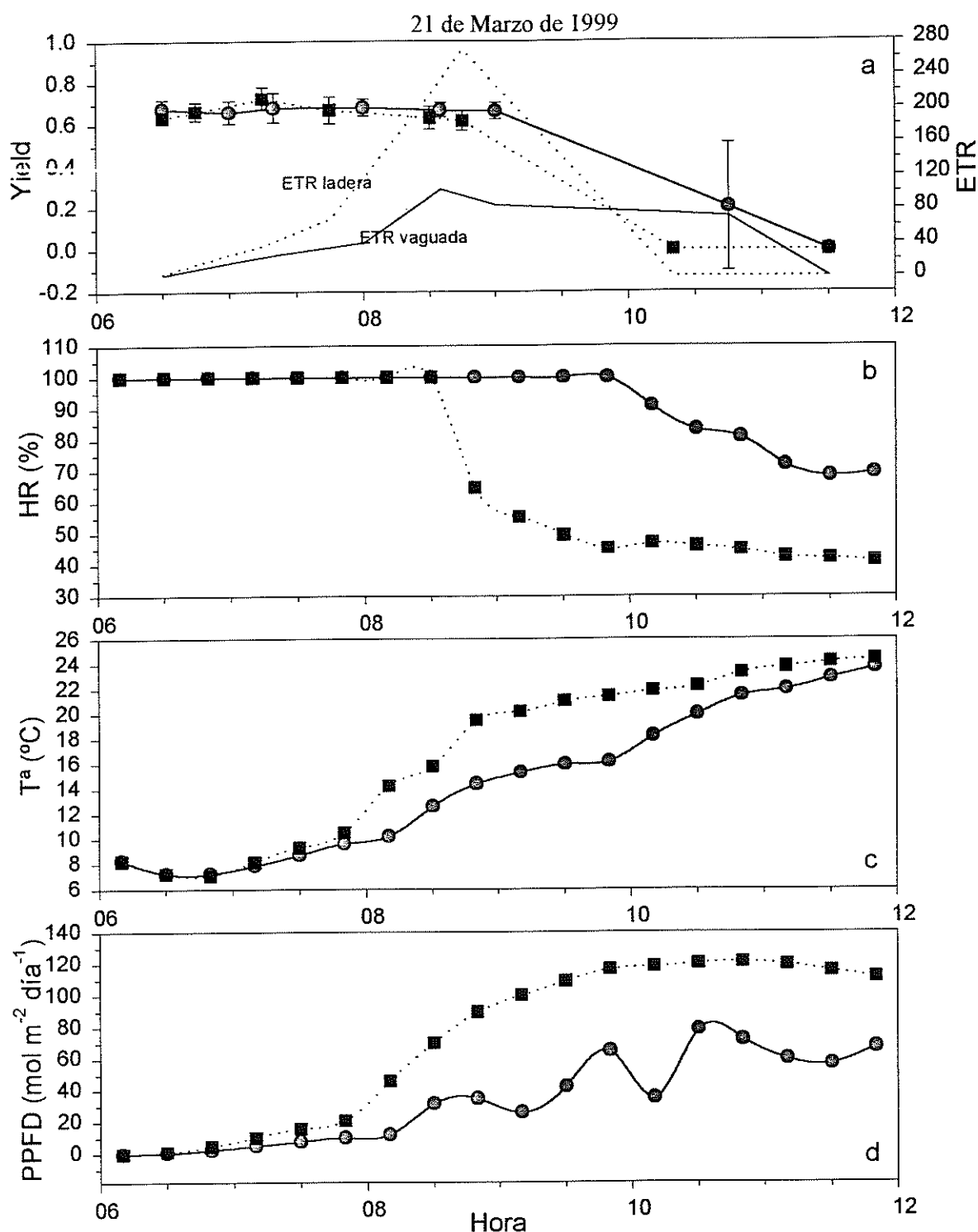


Figura 59. (a) Parámetros Yield y ETR calculados a partir de la señal de fluorescencia emitida por los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este el día 21 de Marzo de 1999. Cada punto representa la media de los nueve valores registrados para cada hora tomando conjuntamente las tres medidas realizadas en cada uno de los tres talos seleccionados en cada exposición. Junto con la media se representa la desviación standard.

(b) Condiciones de humedad relativa registradas en vaguada y ladera durante el periodo de medida de la señal de fluorescencia.

(c) Temperatura de los talos de vaguada y ladera durante el periodo de medida.

(d) PPFD registrada en vaguada y ladera durante el periodo de medida.

En las 4 gráficas los símbolos utilizados son: —●— Yield, HR, T^a y PPFD en vaguada
 ...■... Yield, HR, T^a y PPFD en ladera

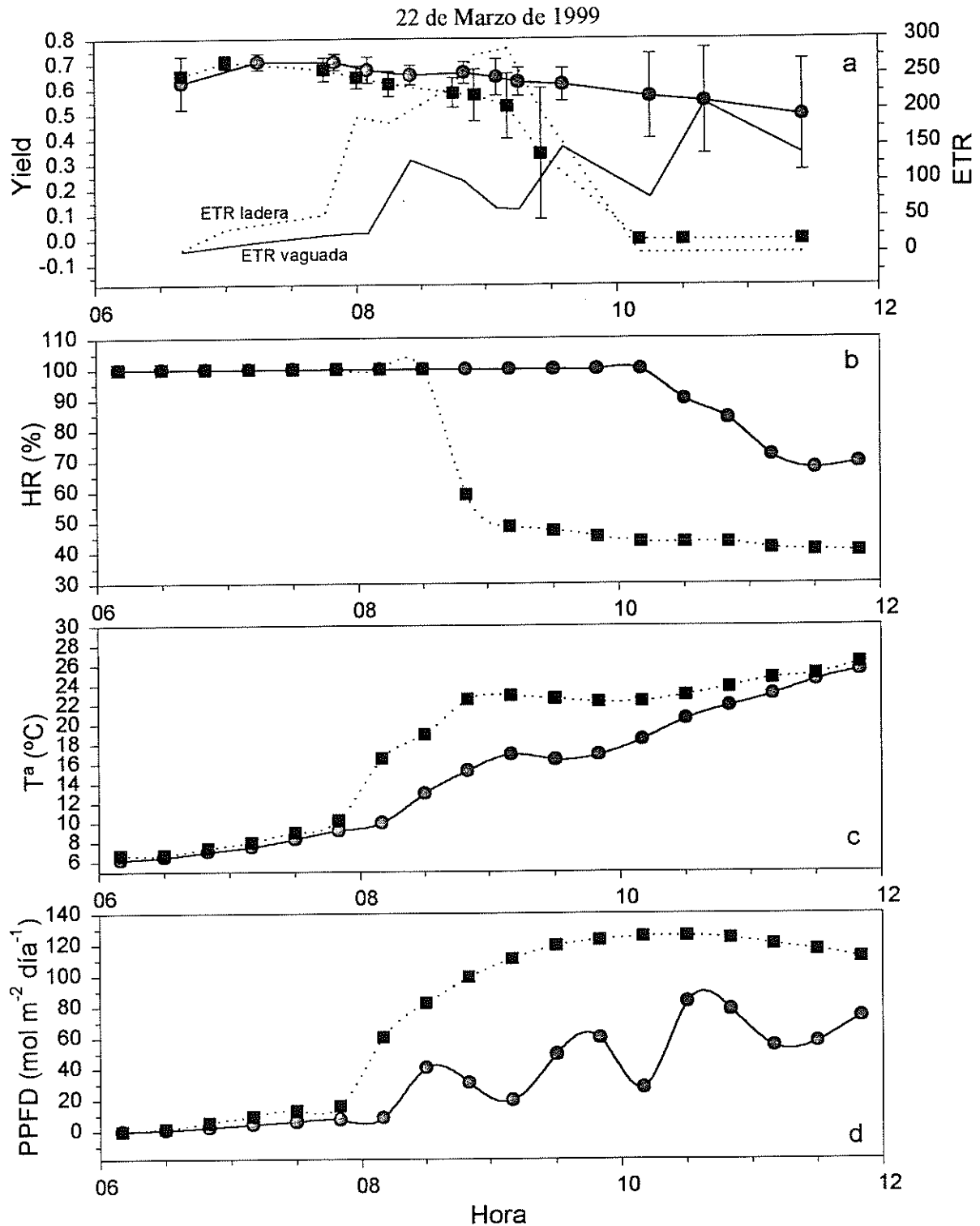


Figura 60. (a) Parámetros Yield y ETR calculados a partir de la señal de fluorescencia emitida por los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este el día 22 de Marzo de 1999.

Cada punto representa la media de los nueve valores registrados para cada hora tomando conjuntamente las tres medidas realizadas en cada uno de los tres talos seleccionados en cada exposición. Junto con la media se representa la desviación standard.

(b) Condiciones de humedad relativa registradas en vaguada y ladera durante el periodo de medida de la señal de fluorescencia.

(c) Temperatura de los talos de vaguada y ladera durante el periodo de medida.

(d) PPFD registrada en vaguada y ladera durante el periodo de medida.

En las cuatro gráficas los símbolos utilizados son: —●— Yield, HR, T^a y PPFD en vaguada

...■... Yield, HR, T^a y PPFD en ladera

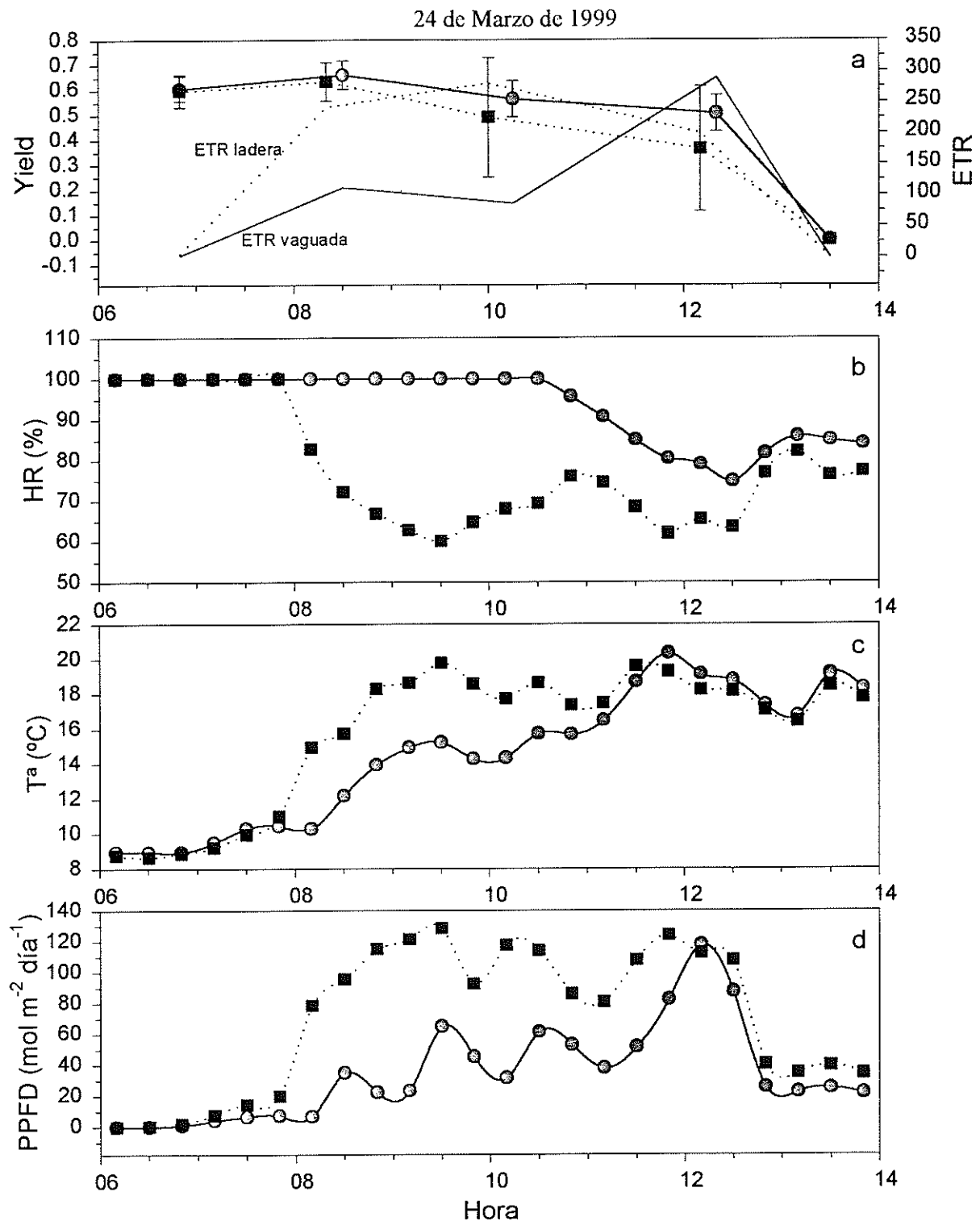


Figura 61. (a) Parámetros Yield y ETR calculados a partir de la señal de fluorescencia emitida por los talos de *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este el día 24 de Marzo de 1999.

Cada punto representa la media de los nueve valores registrados para cada hora tomando conjuntamente las tres medidas realizadas en cada uno de los tres talos seleccionados en cada exposición. Junto con la media se representa la desviación estándar.

(b) Condiciones de humedad relativa registradas en vaguada y ladera durante el periodo de medida de la señal de fluorescencia.

(c) Temperatura de los talos de vaguada y ladera durante el periodo de medida.

(d) PPFD registrada en vaguada y ladera durante el periodo de medida.

En las 4 gráficas los símbolos utilizados son: —○— Yield, HR, T_a y PPFD en vaguada

...■... Yield, HR, T_a y PPFD en ladera

DISCUSIÓN.

Los resultados obtenidos en el estudio paralelo de la emisión de fluorescencia y de las condiciones microclimáticas a las que se encuentra sometido *T. lacunosus*, nos ha permitido determinar que este líquen sólo ha sido capaz de hidratarse hasta niveles que le permiten activar su metabolismo aquellas noches en que ha estado en contacto con agua líquida, (ya sea por lluvia o por formación de rocío sobre la superficie de sus lacinias). Aquellas noches en que los talos han estado en contacto con aire de elevada HR (95-100 %), durante aproximadamente 10 h, pero sin formación de rocío, (noche del 28 al 29 de Enero y del 29 al 30 de Enero de 1999), al amanecer su aparato fotosintético no presentó actividad.

En principio este resultado parece contradecir los resultados obtenidos por diversos autores según los cuales los líquenes con un alga verde como fotobionte son capaces de reactivar su metabolismo a partir de la captación de vapor de agua del medio en el que se encuentran cuando la HR es alta (cercana a saturación), siendo sólo los líquenes con una cianobacteria como fotobionte los que necesitan la presencia de agua líquida para reactivar su metabolismo (Lange & Kilian, 1985; Lange et al., 1986; Lange & Ziegler, 1986; Lange et al., 1993b).

La medida de la señal de fluorescencia ha sido utilizada también para obtener información acerca del estado del aparato fotosintético del fotobionte del talo líquénico tras su rehidratación con vapor de agua y con agua líquida. Lange y colaboradores (1989), utilizaron la medida de la señal de fluorescencia de la clorofila para estudiar la reactivación del aparato fotosintético en líquenes con un alga verde (*Ramalina maciformis*), o con una cianobacteria (*Peltigera rufescens*) a partir de vapor de agua y a partir de agua líquida. Incluso indicaron que la utilización de la fluorescencia de clorofilas para el estudio de la reactivación del aparato fotosintético permite obtener conclusiones menos ambiguas que las obtenidas con el empleo de sistemas de intercambio gaseoso, ya que con estos sistemas se puede medir una inhibición que en realidad es debida a resistencias a la difusión del CO₂. Posteriormente Schroeter (1994),

utilizó también la medida de la fluorescencia de la clorofila para detectar dentro de un mismo talo (de la especie *Placopsis contortuplicata*), la variabilidad en la respuesta frente a la hidratación con vapor de agua de cada uno de los fotobiontes de esta especie (pertenecientes a los géneros *Trebouxia* y *Nostoc*). En ambos estudios encontraron una inducción en la señal de fluorescencia de la clorofila del alga verde tras rehidratación a partir de aire cercano a la saturación, mientras que en la cianobacteria sólo tuvo lugar esta inducción tras la reactivación con agua líquida. Recientemente Schlenso et al. (2000), estudiando los fotosimbiodemos - con una fracción de talo ocupada por un alga verde y otra por una cianobacteria - *Pseudocyphellaria rufovirescens*/*P. murrayi*, *P. lividofusca*/*P. knightii*, junto con el liquen con alga verde *P. delisea* y el liquen con cianobacteria *P. dissimilis*, encontraron que todos los talos con cianobacteria mostraron activación del aparato fotosintético tras hidratación con vapor de agua, sólo que a un contenido hídrico mucho más alto que las fracciones de talo con un alga verde, y por tanto tras estar en contacto con el vapor de agua un periodo de tiempo mucho más prolongado (10 h o más), que la sección de talo con un alga verde. Además, los valores máximos de F_v/F_m alcanzados por las secciones de talo con una cianobacteria tras hidratación con vapor de agua fueron significativamente inferiores a los alcanzados por la sección de talo con un alga verde.

Los resultados mostrados en este trabajo apuntan la posibilidad de que, al menos algunos líquenes con cianobacteria, son capaces de reactivar en cierta medida su aparato fotosintético a partir de vapor de agua. Aunque ellos mismos concluyen indicando que las partes con una cianobacteria de los fotosimbiodemos estudiados dependen totalmente en el medio en el que se desarrollan de la presencia de agua líquida para la reactivación de su aparato fotosintético, ya que los periodos de alta HR que tienen lugar en el campo no son lo suficientemente largos como para que el liquen alcance el contenido hídrico necesario para la reactivación de su metabolismo. Por tanto siguen encontrando importantes diferencias en la reactivación del aparato fotosintético de los líquenes con un alga verde y con una cianobacteria.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que aunque se han realizado muchos estudios acerca de la respuesta metabólica de líquenes con un alga verde como

fotobionte tras rehidratación con vapor de agua (Butin, 1954; Lange & Bertsch, 1965; Bertsch 1966; Lange et al., 1970a,b; Büttner, 1971; Lange & Kappen, 1972; Rundel & Lange, 1980; Lange & Redon, 1983; Kappen, 1983; Lange & Killian, 1985; Lange et al., 1986; Lange et al., 1993b), y que en todos ellos se ha indicado que la asimilación fotosintética del CO₂ del talo seco se reactivó como resultado de la hidratación a partir de vapor de agua en ausencia de agua líquida, es muy importante tener en cuenta que la intensidad y velocidad de reactivación de la fotosíntesis fue muy distinta según las especies estudiadas.

Algunos trabajos, como el llevado a cabo por Lange & Tenhunen (1982) sobre el liquen desértico *Ramalina maciformis* del Desierto del Negev no son comparables con el nuestro, ya que se han realizado en el laboratorio y han esperado el tiempo necesario para que el liquen alcanzara el equilibrio con la atmósfera de alta HR. Este liquen puede tardar aproximadamente 20 h en alcanzar el equilibrio con una atmósfera de un 97 % de HR (Lange et al., 1986). Es importante saber si el liquen es capaz de reactivar su metabolismo a partir de vapor de agua en un periodo de tiempo equivalente a aquel en el que hay alta HR en el medio en que se desarrolla ese liquen. El trabajo presentado en este capítulo se realizó en el medio en que se desarrolla *T. lacunosus*, y se estudió la captación a partir de vapor de agua durante un periodo de aproximadamente 10-12 h, que es el tiempo que el liquen estuvo sometido durante la última hora de la tarde y la noche a esas condiciones de alta HR. Pasado ese tiempo llegó el amanecer y por tanto el ascenso de la temperatura con el consecuente descenso de la HR.

Existen estudios comparables con el nuestro ya que han sido realizados también en el medio en el que se desarrolla el liquen durante las horas en que hay alta HR, o bien en el laboratorio pero considerando todo el periodo de reactivación, y no sólo el momento en el que el liquen alcanza el equilibrio con la atmósfera de alta HR. Así, Lange (1969) y Lange y colaboradores (1970a), trabajaron sobre el liquen desértico *R. maciformis* del Desierto del Negev y mostraron que este liquen es capaz de activar su metabolismo de forma significativa tras una noche en atmósfera con elevada HR. Alcanza el punto de compensación a 10 ° C en una atmósfera con un 80 % de HR, e incluso el aire con un 90 % de HR le permite una FN de una cuarta parte del valor

máximo. Trabajos posteriores llevados a cabo en el laboratorio por Lange y colaboradores (1993b), indicaron que *R. maciformis* a una T^a de 15 ° C y en contacto con aire de HR del 97 % alcanzó una tasa de FN del 50 % de la tasa máxima medida tras hidratar con agua líquida. Asimismo, *R. menziesii* bajo las mismas condiciones de T^a y HR que en el caso anterior, alcanzó también la mitad de la tasa máxima medida en un periodo de 10 h (Lange et al., 1986). En los experimentos llevados a cabo por Schlensoy y colaboradores (2000), el sector de talo con un alga verde del fotosimbiondo *P. rufovirescens/P. murrayi*, a los 90 minutos de encontrarse a 15 ° C en contacto con una atmósfera del 97 % de HR, ya alcanzó un valor de F_v/F_m del 70 % del máximo (0.67). Es decir existen muchos líquenes con un alga verde como fotobionte que efectivamente son capaces de captar agua a partir de vapor en cantidad suficiente como para activar su metabolismo de forma importante en un periodo de tiempo ecológicamente significativo, (es decir un periodo que tenga lugar en el medio en el que se desarrolla el líquen).

Sin embargo existen muy pocos trabajos de este tipo en *T. lacunosus*. Lange y colaboradores (1970b) estudiaron la capacidad de absorción de agua a partir del vapor atmosférico en *T. lacunosus*, procedente del Desierto del Negev. En este trabajo encontraron una capacidad de absorción de agua más baja que *R. maciformis* a partir de aire con alta HR, de tal forma que sólo obtuvieron balance positivo de FN al amanecer cuando la HR nocturna había alcanzado el 90 %. Asimismo, Llimona (1973) estudió la absorción y pérdida de agua atmosférica durante dos noches en *T. lacunosus* de los Monegros. En una de ellas no tuvo lugar formación de rocío, y la HR nocturna apenas superó el 80 %. Los contenidos de agua máximos observados fueron del orden del 20-21 % p.s., que según datos de Lange y colaboradores (1970b) permitirían una respiración activa durante la noche y un cierto periodo de fotosíntesis con balance positivo durante un corto tiempo de madrugada.

Estos resultados de Lange y colaboradores no parecen estar de acuerdo con los nuestros, según los cuales una noche en atmósfera con alta HR no ha reactivado el metabolismo de *T. lacunosus*. Sin embargo, hay que tener en cuenta que las tasas de FN medidas por Lange y colaboradores al amanecer tras una noche en la que se alcanzó una

HR del 90 % fueron muy bajas (alrededor de $0.2 \mu\text{mol CO}_2/\text{kg s}$), mientras que las tasas máximas de FN medidas en este liquen tras hidratarlo con agua líquida han sido de aproximadamente $12 \mu\text{mol CO}_2/\text{kg s}$. Es decir, es un liquen con tasas fotosintéticas muy altas y la tasa medida por Lange tras una noche de alta HR sólo representa el 1.6 % de la tasa fotosintética máxima de este liquen. Además, el estudio de la relación entre la FN y el contenido hídrico en *T. lacunosus* (capítulo III.I), mostró que a 15°C el liquen con un 20 % de hidratación p.s., presentaba tasas de FN de cero o muy cercanas a cero, es decir estaba prácticamente o totalmente seco. Por otro lado las observaciones realizadas con microscopía electrónica de barrido a baja temperatura (LTSEM, capítulo VIII), nos han permitido determinar que para contenidos hídricos de un 20-30 % p.s., las células algales estaban muy deshidratadas y en vez de aparecer redondas y turgentes aparecieron totalmente colapsadas. Por tanto esas tasas tan bajas de FN medidas por Lange y colaboradores junto con el bajo contenido hídrico medido por Llimona una noche de HR un poco más baja del 90 %, parecen indicar que el liquen pudo captar algo de agua pero no lo suficiente como para que su aparato fotosintético se encontrara en condiciones para la actividad fotosintética. Esto concuerda con la ausencia de señal de fluorescencia de la clorofila que hemos encontrado en noches con alta HR pero sin condensación.

Scheidegger et al. (1995), midieron en diversas especies con un alga verde como fotobionte, entre ellas *T. lacunosus*, el porcentaje de la FN máxima alcanzado por cada una de ellas tras hidratación con vapor de agua durante 24 h. *T. lacunosus* en atmósfera de un 95 % de HR no alcanzó más del 11 % de la FN máxima, mientras que especies como *Pseudoevernia furfuracea* o *R. maciformis* habían alcanzado el 60 y 65 % de la FN máxima respectivamente.

Estos resultados aportados por diversos autores, junto con los obtenidos en los experimentos llevados a cabo en este capítulo, indican una baja adaptación de *T. lacunosus* a la captación de agua a partir de vapor. Es posible que *T. lacunosus* en contacto con aire de alta HR (90-100 %) durante una noche en el desierto sea capaz de captar algo de agua, pero no lo suficiente como para activar el aparato fotosintético de su fotobionte. Según los estudios de Scheidegger et al. (1995), permitiendo que el liquen

esté más tiempo en contacto con la atmósfera de alta HR, es capaz de captar un poco más de agua y activar su aparato fotosintético, aunque obteniendo tasas más bajas (en relación a su máxima tasas), de las que obtienen otras especies estando el mismo tiempo en contacto con aire de alta HR. Si bien, hay que tener en cuenta que en el desierto no es frecuente que el liquen se encuentre durante 24-30 h o más en contacto con aire de alta HR sin la presencia de agua líquida (rocío o lluvia). Cuando aparecen los eventos de alta HR sin presencia de agua líquida se mantienen durante la noche, pero al amanecer desciende de nuevo la HR. Por tanto en el medio en el que se desarrolla esta especie, sólo la hidratación con agua líquida originó la activación del aparato fotosintético y la señal de fluorescencia. El liquen, durante el tiempo que estuvo sometido a atmósferas con alta HR no fue capaz de tomar suficiente agua del vapor atmosférico como para permitir el funcionamiento de los centros de reacción del PSII y por tanto inducción de la fluorescencia.

Esta falta de inducción del PSII tras reactivación con vapor de agua encontrada en *T. lacunosus* es más típica de líquenes con cianobacterias como fotobionte que de un liquen con un alga verde. Parece existir una fuerte conexión entre la necesidad de agua líquida para el funcionamiento del aparato fotosintético y la relativamente baja discriminación del $^{13}\text{CO}_2$ en especies liquénicas con una cianobacteria como fotobionte (Lange & Ziegler, 1986).

Sin embargo esta explicación no es atribuible a *T. lacunosus*, ya que presenta un alga verde como fotobionte (*Trebouxia*), que además pertenece al mismo género que la de la especie *R. maciformis* que como se ha expuesto anteriormente presenta una muy buena adaptación a la reactivación de su metabolismo a partir de vapor de agua. Además, también se ha indicado repetidas veces que la capacidad o falta de ella que tienen los líquenes para activarse a partir de vapor de agua no se relaciona con la simbiosis, ni con el micobionte, sino que es una característica del fotobionte (Lange et al., 1986, 1988, 1993b). No tenemos por tanto un motivo concreto que explique la falta de reactivación del aparato fotosintético del fotobionte de *T. lacunosus* a partir de vapor de agua. Lange y colaboradores (1988, 1989) indicaron que la diferencia encontrada entre algas verdes y cianobacterias podía ser debida a diferencias en las propiedades

osmóticas de las células algales, debido a las cuales las cianobacterias presentan sólo una pequeña cantidad de agua líquida aunque se establezca el equilibrio con el aire de alta HR. En este sentido ya apuntaron que el colapsamiento de las células algales al secarse y su reversión posiblemente jueguen un importante papel en la emisión de fluorescencia. Con el fin de profundizar en este aspecto y conocer el papel del agua líquida en las células tras hidratación con vapor de agua y con agua líquida ya indicaron que podían ser necesarias observaciones con microscopía electrónica de barrido para mostrar si las diferencias en la hidratación mediante vapor de agua y mediante agua líquida se reflejaban en la estructura de las células algales o sus membranas tilacoidales.

Büdel & Lange (1991), vieron mediante estudios de microscopía electrónica de barrido que el fotobionte del liquen *R. maciformis* se encontraba turgente bajo condiciones de hidratación por vapor de agua, mientras que el cianobionte de *P. rufescens* bajo las mismas condiciones aparecía colapsado. Scheidegger y colaboradores (1995) observaron mediante la utilización de la microscopía electrónica de barrido a baja temperatura (LTSEM), que tras 24 h en una atmósfera con un 98 % de HR, el liquen *R. maciformis* presentó un 70 % de sus células algales con forma globular (turgentes e hidratadas), mientras que *T. lacunosus* no presentó ninguna célula algal con aspecto globular, y sólo un 60 % estaban parcialmente desplegadas (parcialmente hidratadas). El 40 % restante de las células algales de *T. lacunosus* se encontraron fuertemente colapsadas (deshidratadas). Asimismo, tras 24 h en una atmósfera con un 93 % de HR, un 10 % de las células algales de *R. maciformis* estaban ya con aspecto globular, un 75 % se encontraron parcialmente desplegadas y sólo un 15 % permanecían fuertemente colapsadas. En contraste con esto, *T. lacunosus* presentó un 80 % de células algales fuertemente colapsadas, sólo un 20 % de células parcialmente desplegadas y ninguna con aspecto turgente. Es decir aunque ambas especies presentan un fotobionte del género *Trebouxia*, la capacidad de captación de agua a partir de vapor difiere entre los fotobiontes de las dos especies. Aunque no tenemos datos al respecto, viendo estos resultados se podría pensar en la existencia de diferentes propiedades osmóticas de las células algales que determinan la presencia de distinta cantidad de agua líquida en el interior de las células tras equilibrarse con una atmósfera de una HR determinada. Tanto la cianobacteria de *P. rufescens* como el alga verde de *T. lacunosus* parecen necesitar,

para estar turgentes, más agua de la que normalmente se obtiene a partir del vapor atmosférico.

El otro objetivo planteado en este trabajo fue el estudio del efecto del microclima en la actividad fotosintética del líquen *T. lacunosus* mediante la medida de la fluorescencia de la clorofila a.

Los resultados han mostrado un patrón diferente de actividad en función de la exposición de los talos. Los talos de ambas exposiciones, tras una noche en que se ha producido formación de rocío sobre la superficie de las lacinias, o ha tenido lugar algún fenómeno de lluvia, han presentado un periodo de actividad fotosintética a lo largo de la mañana, que se ha reflejado en los elevados valores de Yield medidos en los talos. Sin embargo la mayor PPFD incidente y por tanto las mayores temperaturas a las que están sometidos los talos de ladera este han determinado la pérdida de la saturación atmosférica en la ladera mucho antes que en la vaguada - 1h30 minutos a 2h -. Como consecuencia los valores de Yield de los talos de ladera este han comenzado a descender, indicando la deshidratación de los talos, antes que en los talos de vaguada. Los talos de ladera han finalizado su actividad metabólica mucho antes que los de vaguada. Es decir, las diferencias microclimáticas han acortado la longitud de los periodos de actividad de los talos de ladera con respecto a los talos de vaguada.

Los resultados obtenidos en este trabajo son similares a los encontrados en otros líquenes de zonas áridas, procedentes de exposiciones diferentes, como *Ramalina maciformis* del Desierto del Negev (Lange et al., 1975). Igualmente, Kappen y colaboradores (1980) observaron en el Desierto del Negev las marcadas diferencias existentes entre exposiciones en la densidad y riqueza de líquenes (siendo éstas mayores en exposición norte). De nuevo mostraron mediante el estudio paralelo de la productividad fotosintética de *R. maciformis* procedente de distintas exposiciones (norte, talos horizontales y este), y de la PPFD incidente en los talos de cada exposición, que la alta productividad de los talos norte era debida a la mayor duración de las condiciones de alta humedad y temperaturas relativamente bajas tras la salida del sol que permiten un periodo matinal de actividad metabólica más largo que en las otras

exposiciones. En contraste observaron como la fuerte PPFD que incide sobre los talos este tras la salida del sol provoca una rápida deshidratación de los mismos acortando mucho el periodo de actividad matinal.

Además, los trabajos anteriormente mencionados han medido la actividad metabólica mediante la utilización de cámaras de intercambio gaseoso, lo cual les ha permitido estimar las tasas de FN durante los periodos de actividad, pero posiblemente hayan tenido perturbaciones en las tasas de pérdida de agua de los líquenes durante los periodos en que éstos han sido incluidos en la cubeta para realizar las medidas. En cambio en este trabajo, aunque no se han medido tasas de intercambio gaseoso de CO₂, se han podido preservar mejor las tasas naturales de pérdida de agua y por tanto las diferencias en la longitud de los periodos de actividad metabólica gracias a la metodología utilizada que ha permitido evitar el contacto con las muestras, y por tanto cualquier perturbación en el hábitat natural de los líquenes investigados.

Tras el amanecer y a medida que el liquen se encuentra sometido a valores más altos de PPFD incidente, un descenso del valor medido para el parámetro $\Delta F/Fm^1$ (Yield), puede ser debido a una inhibición del PSII o a la deshidratación del fotobionte. En los experimentos realizados en este trabajo se ha considerado que tras el amanecer un descenso en el valor del Yield es debido a la deshidratación de los talos, ya que los descensos del parámetro $\Delta F/Fm^1$ han sido paralelos a la falta de disponibilidad de agua en el medio en que se encontraba el liquen. Si el liquen se mantienen bien hidratado - como puede ser cuando tras la salida del sol se está produciendo un fenómeno de lluvia, o las temperaturas son bajas y se mantienen la saturación en el ambiente durante un largo periodo del día - $\Delta F/Fm^1$ no se vería limitado por el contenido hídrico, y por tanto un descenso en su valor obviamente estaría influenciado por la PPFD incidente (Leisner et al., 1996). En los resultados presentados en este capítulo el descenso de los valores de Yield tras la salida del sol no han sido debidos a procesos de fotoinhibición, sino a procesos de deshidratación del liquen ya que han sido paralelos al descenso en la HR del medio.

A medida que los valores de Yield van descendiendo como consecuencia de la deshidratación del talo, se observa que la desviación del valor medio de las distintas medidas tomadas dentro de un mismo talo se va haciendo más alta. En los líquenes la deshidratación de los talos no es homogénea, como ha sido mostrado también mediante la medida de la señal de la fluorescencia por Schroeter y colaboradores (1992, 1997b). La pequeña desviación de la media encontrada al comenzar las medidas al amanecer indica una distribución homogénea de las algas activadas en los tres talos de cada exposición. A medida que los talos se deshidratan, puesto que esa deshidratación no es homogénea encontramos un marcado incremento en el rango de valores de Yield medidos en los tres talos de cada exposición, lo cual refleja las diferencias entre zonas del talo que están secas y otras que todavía están hidratadas en mayor y menor medida.

Además, el hecho de que los talos de vaguada han permanecido hidratados durante más tiempo tras la salida del sol, así como que el descenso del Yield y del ETR es debido al proceso de deshidratación de los talos, se ha corroborado también a través del cambio de color que éstos han experimentado. Estos cambios en el color del talo en relación a su contenido hídrico han sido descritos también en líquenes de la familia Umbilicariaceae (Ertl, 1951; Sancho & Kappen, 1989; Sancho et al., 1994), y parecen ser indicadores bastante fiables de la pérdida de agua, además de ocurrir en una estrecha banda de contenido hídrico. El cambio de color suele tener lugar para contenidos hídricos óptimos para el intercambio gaseoso, y justo por encima de los contenidos hídricos en los que comienza a observarse depresión de la FN debida a limitaciones de agua en el talo.

En el capítulo VI de esta Tesis se encuentra una descripción detallada del color que presenta *T. lacunosus* cuando se encuentra en estado hidratado y cuando se encuentra en estado seco. Además, los trabajos de intercambio gaseoso de CO₂ llevados a cabo con este liquen en el laboratorio (capítulo III), nos permitieron determinar que los talos se encontraban en el contenido hídrico óptimo para la FN justo en el momento en que se producía el cambio de color (pasando de tener un color verde a empezar a tener el color marrón parduzco característico de los líquenes secos). Todas aquellas mañanas en que se ha medido una señal de fluorescencia alta en los talos han coincidido

con un color verde de los talos característico de los talos hidratados. El momento en que se ha producido el descenso de los valores de Yield ha coincidido con la pérdida de la tonalidad verde de los talos, encontrándose importantes diferencias en cuanto al momento en que los talos de ladera este sufrieron el cambio de color en relación al momento en que sucedió en los de vaguada.

Los talos de vaguada han presentado valores de ETR más bajos que los talos de ladera este debido a la menor PPFD incidente. La PPFD incidente en la ladera este ha determinado la presencia de valores muy elevados de ETR. Si bien como ya se ha indicado en la introducción, en líquenes, el ETR no puede tomarse como una medida equivalente a las tasas de intercambio gaseoso, y menos en este caso en que no se han realizado experimentos paralelos con un sistema de intercambio gaseoso como el porómetro (Green et al., 1998). Pero incluso trabajos como el realizado por Leisner y colaboradores (1997), en el que se ha utilizado una cubeta de medida de intercambio gaseoso con un Mini-Pam integrado, en la que se ha medido paralelamente el intercambio gaseoso y los parámetros de fluorescencia del liquen *Lecanora muralis*, han mostrado que la fluorescencia de clorofilas y las medidas de intercambio gaseoso se correlacionan bien en cuanto a mostrar fases de actividad metabólica o de latencia del liquen. Sin embargo, para el cálculo de fijación de CO₂ y balance de carbono en los líquenes, las medidas de fluorescencia por sí mismas son insuficientes.

En el capítulo III.I de esta Tesis se mostró que *T. lacunosus* muestra una fuerte depresión de la FN para un alto contenido hídrico. La noche del 23 al 24 de Marzo de 1999, el liquen estuvo sometido a periodos de lluvia. Esto probablemente determinó que el liquen al amanecer presentara depresión de la FN debida a un alto contenido hídrico.

Leisner y colaboradores (1997), encontraron que la relación entre ETR y las tasas de intercambio gaseoso se hacía más débil para altos contenidos hídricos del talo en los que la señal de fluorescencia permanecía alta, mientras que el intercambio gaseoso descende debido a la depresión por saturación hídrica. Esto concuerda con los altos valores de Yield y ETR que pudimos medir la mañana del 24 de Marzo de 1999, cuando el liquen probablemente presentaba depresión de la FN por un alto contenido

hídrico. Por tanto, las medidas de fluorescencia de clorofilas no han servido para reflejar la posible depresión de la FN de este líquen por un alto contenido hídrico debido a la hidratación por agua de lluvia.

Si bien, en este trabajo, el cálculo del ETR ha sido muy útil ya que su caída de forma paralela al descenso en el valor de Yield vuelve a apoyar que este descenso del Yield ha sido debido a deshidratación de los talos y no a fotoinhibición.

La utilización de la fluorescencia de la clorofila como herramienta para la evaluación de los periodos de actividad y latencia de los talos de *T. lacunosus* de dos exposiciones distintas ha permitido mostrar una vez más la existencia de importantes diferencias en el comportamiento fotosintético relacionadas con la exposición. La actividad fotosintética de *T. lacunosus* se encuentra fuertemente influenciada por las diferencias microclimáticas existentes entre distintas exposiciones. El microhábitat modifica de forma importante los periodos de actividad fotosintética de los líquenes como consecuencia de las distintas cinéticas de captación y pérdida de agua a las que están sometidos según la exposición en la que habitan. La rápida pérdida de agua ha sido el principal factor limitante de la actividad metabólica de los talos que habitan en la ladera este.

*V.- INFLUENCIA DEL MICROCLIMA SOBRE LA
ACTIVIDAD POTENCIAL DE *TELOSCHISTES*
LACUNOSUS EN EL DESIERTO DE TABERNAS*

INTRODUCCIÓN.

Los estudios de fluorescencia de la clorofila a realizados sobre *T. lacunosus* en el Desierto de Tabernas (capítulo IV), nos han permitido diferenciar periodos de actividad y periodos de inactividad metabólica en los talos pertenecientes a dos exposiciones diferentes, separadas entre sí sólo por unos metros. De esta manera hemos podido determinar que este líquen – al igual que otros muchos líquenes de zonas áridas o semi-áridas - se hidrata durante la noche gracias al rocío que se forma sobre la superficie de sus lacinias, comienza a respirar en ausencia de luz, y al amanecer presenta un periodo de captación de CO₂ (Lange et al., 1970a; Lange et al., 1975).

La longitud de este periodo de fijación matinal de CO₂ es variable dependiendo de las condiciones de luz y temperatura a las que se encuentra sometido el líquen, ya que éstas determinan su deshidratación y por tanto el final del periodo de actividad de forma más o menos rápida. Por tanto, la exposición en la que se desarrolla el talo liquénico determina, entre otros factores, la longitud del periodo de fijación matinal de CO₂ (Lange et al., 1975; Kappen et al., 1980).

A partir de las medidas de fluorescencia de clorofilas (capítulo IV), hemos podido estudiar la influencia del microclima, y por tanto de la exposición, sobre los periodos de actividad matinal de los talos de *T. lacunosus* pertenecientes a una exposición de ladera este y de los talos desarrollados en vaguada. De acuerdo con los resultados obtenidos en otros estudios de líquenes de zonas áridas como *R. maciformis* (Kappen et al., 1980), los talos de exposición este presentan periodos matinales de captación de CO₂ más cortos que los talos de vaguada como consecuencia de la alta PPFD que incide sobre ellos desde poco después del amanecer, y que provoca un importante ascenso de las temperaturas de los talos y por tanto la deshidratación de los mismos.

La hidratación nocturna de los líquenes permite la fotosíntesis durante las primeras horas de la mañana, pero también origina un periodo de respiración en la oscuridad. Dado que el crecimiento de los talos sólo puede tener lugar si hay un balance positivo a favor de la síntesis de materia orgánica, sería imprescindible conocer cómo influyen las condiciones microclimáticas, y por tanto la exposición, sobre la importancia relativa de los periodos de fotosíntesis y de respiración en oscuridad.

La densidad de esta especie varía de forma muy marcada con la exposición siendo mucho mayor en laderas norte y en vaguada que en exposición este o sur. Es muy posible que el patrón de distribución de este liquen esté determinado por las condiciones microclimáticas que influyen sobre la cantidad de rocío formado, sobre la duración de los periodos de actividad, y sobre el balance neto de CO₂ de los talos.

Para poder comprobar esta hipótesis, se han estudiado las diferencias existentes en los periodos de actividad potencial (tanto nocturna como diurna), del liquen fruticuloso *Teloschistes. lacunosus* (Rupr.) Sav. del Desierto de Tabernas (Almería) en función de la exposición en la que se desarrolla. Asimismo, se ha estimado el balance neto de CO₂ mensual de los talos situados en distintas exposiciones.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Para llevar a cabo este trabajo se han utilizado inicialmente los resultados obtenidos a partir de las medidas de emisión de fluorescencia realizadas en la localidad de El Cautivo (Desierto de Tabernas), sobre talos de *T. lacunosus* situados en dos exposiciones diferentes (ladera este y vaguada). De forma paralela a estas medidas se caracterizaron las condiciones microclimáticas a las que estaban sometidos los talos de cada exposición. Estos resultados fueron expuestos en el capítulo IV de esta Tesis, y a partir de ellos se determinó la necesidad de la presencia de agua líquida en la superficie de los talos - bien procedente de la lluvia o de la formación de rocío sobre las lacinias - de *T. lacunosus* para que éstos puedan hidratarse hasta niveles que hacen posible su reactivación metabólica.

A partir de los datos microclimáticos, expuestos en el capítulo II, obtenidos entre Marzo de 1998 y Mayo de 1999, también en la localidad de El Cautivo (Desierto de Tabernas) para los talos de *T. lacunosus* pertenecientes a las dos exposiciones arriba indicadas, se determinó qué noches de todo el periodo de medida hubo formación de rocío a nivel de la superficie de los talos de cada una de las exposiciones. Se ha considerado formación de rocío tras un descenso de Temperatura de 1 ° C una vez alcanzada la saturación en el aire (HR=100 %). Es decir se ha considerado condensación cuando la temperatura ha descendido 1 ° C por debajo del punto de rocío.

Se ha podido determinar también con los datos microclimáticos hasta cuándo se ha mantenido el rocío formado sobre los talos de cada una de las exposiciones después del amanecer. Se ha considerado que el rocío formado ha estado presente mientras se ha mantenido en la atmósfera una HR del 100 %, ya que en una atmósfera saturada no se puede evaporar el agua líquida que se ha formado sobre los cuerpos ni puede deshidratarse el talo liquénico.

De esta manera se han podido establecer diferencias entre los días y las horas de actividad diurnas y nocturnas que han presentado cada uno de los talos de las dos exposiciones estudiadas. Así, se ha determinado la influencia del microclima propio de cada exposición en la que se desarrollan los talos sobre los periodos de actividad de los mismos.

A continuación se realizó una estimación del balance neto de CO₂ de los talos de *T. lacunosus* de cada una de las exposiciones con el fin de conocer la influencia de las diferencias en los periodos de actividad sobre el balance neto de CO₂ mensual de los talos. Para ello, cada una de las noches que se ha determinado que hubo formación de rocío a nivel de la superficie del talo, se ha considerado respiración nocturna cero en el momento en que se ha producido la condensación (ya que es el momento en el que el talo comienza a hidratarse). A partir de nuestras observaciones de campo y de trabajos realizados sobre líquenes desérticos - como *R. maciformis* del Desierto del Negev (Lange et al., 1970a) o como diversos líquenes crustáceos del Desierto de Namibia (Lange y colaboradores 1994) - en los que observaron que estos líquenes comenzaron a respirar al poco tiempo de entrar en contacto con el rocío formado, alcanzando sus tasas máximas de respiración en oscuridad entre 1-2 h después de la condensación, y considerando que la respuesta de la respiración frente al contenido hídrico de esta especie tiende a hacerse asintótica incluso antes de alcanzar un nivel de hidratación óptimo para la FN (capítulo III.I), hemos establecido que los talos de *T. lacunosus* alcanzaron la hidratación óptima una hora después de la condensación. Desde ese momento hasta el amanecer, para cada temperatura registrada por los sensores cada 20 minutos se ha tomado el valor de respiración obtenido a esa misma temperatura en los estudios de respiración llevados a cabo en el laboratorio sobre esa misma especie y expuestos en el capítulo III.

Desde el momento en que amaneció hasta el momento en que se perdió la saturación en el aire, se ha considerado que el talo presentó actividad con contenido hídrico óptimo. Por tanto, para cada combinación de PPFD y temperatura registrada cada 20 minutos por el datta-logger, se ha tomado el valor de fotosíntesis neta obtenido

en los estudios de laboratorio mostrados en el capítulo III. Cada uno de los días que hubo actividad, se dio el valor de FN cero en el momento en que en base a los estudios de fluorescencia realizados en el campo se consideró que el liquen se habría secado del todo tras el momento en que la HR del aire descendió por debajo del 100 %.

Una fuente de error que podría desviar el valor de FN obtenido del valor real es la consideración de que los talos se encuentran en su nivel de hidratación óptima al amanecer. El contenido hídrico que presenta el liquen al amanecer depende de la cantidad de rocío que se forma durante la noche y del periodo nocturno durante el cual los líquenes están en contacto con él. Por ello, con el fin de reducir el error, sólo hemos considerado actividad matinal tras una hidratación nocturna de al menos 5 horas. De esta forma hemos asegurado un tiempo de hidratación suficiente como para que los líquenes puedan estar lo más cerca posible del óptimo. Sin embargo, una vez establecido el periodo nocturno de hidratación de los talos, el contenido hídrico de los mismos al amanecer puede presentar variaciones en función de la cantidad de rocío formado. No nos ha sido posible evaluar la cantidad de rocío formado cada una de las noches en que a través de los datos microclimáticos hemos detectado la formación de rocío, pero lo que sí hemos podido observar los días en que hemos realizado medidas de fluorescencia de la clorofila sobre los talos en su medio natural, es que al amanecer tras haber estado en contacto con el rocío nocturno los talos presentaban el mismo color verde que tenían en los estudios de intercambio gaseoso de laboratorio cuando su contenido hídrico era óptimo o superior.

Realizando la integral bajo la curva de todos los valores de respiración y fotosíntesis obtenidos desde que el talo comenzó a hidratarse por la noche hasta que se secó tras el amanecer, se calculó el balance neto de CO₂ para cada uno de los días en que ha habido formación de rocío y por tanto hidratación y activación del metabolismo del liquen.

A partir de datos macroclimáticos se han obtenido los episodios de lluvia que han tenido lugar en la localidad de El Cautivo durante el periodo de medida aquí

considerado (Marzo de 1998-Mayo de 1999). Cuando el talo se hidrata a partir de la lluvia, sobre todo si ésta es fuerte y se mantiene bastante tiempo, el liquen alcanza un contenido hídrico superior al óptimo, en el que presenta una fuerte depresión de la FN. Por ello, cuando tuvieron lugar episodios de lluvia fuerte durante la noche, se siguió considerando el mismo valor de respiración que en el caso de hidratación óptima ya que en *T. lacunosus* las tasas de respiración nocturna se mantienen muy constantes desde antes del nivel de hidratación óptimo del talo hasta la suprasaturación hídrica del mismo. Pero al amanecer se consideró FN cero como consecuencia de la depresión por suprasaturación hídrica. Se ha considerado también FN cero cuando el episodio de lluvia fuerte ha tenido lugar durante el día. Hemos observado que en cuanto deja de llover la HR del aire desciende rápidamente por debajo del 100 %, por tanto la deshidratación del liquen es muy rápida y posiblemente sólo tenga lugar un estrecho pico de FN que consideramos más erróneo tratar de calcular que no considerarlo en la estimación. Cuando ha tenido lugar algún episodio de lluvia corto y débil durante la noche, al amanecer se ha considerado hidratación óptima.

Se ha determinado también qué valor del balance neto de CO₂ mensual estimado, corresponde a días en los que se ha producido algún episodio de lluvia, y qué valor corresponde sólo a eventos de formación de rocío.

Una vez establecidos los periodos en que los talos estaban metabólicamente activos, se han utilizado los datos microclimáticos para calcular la temperatura media, la temperatura media de las máximas y la temperatura media de las mínimas registradas cada mes en cada una de las exposiciones durante las horas en que los talos han tenido actividad metabólica. Asimismo se ha calculado la PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada por los talos de cada una de las exposiciones durante las horas de actividad.

También a partir de los periodos de tiempo en que se ha estimado que los talos han estado activos tras la salida del sol, se ha calculado utilizando los datos microclimáticos la frecuencia con que los talos de cada una de las exposiciones han

estado activos a las distintas PPFD durante todo el periodo de medida. Para ello la PPFD incidente se ha considerado en clases de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se han obtenido también las temperaturas medias que han presentado los talos de cada exposición cuando han estado activos durante cada clase de PPFD incidente.

Las representaciones gráficas mostradas en los resultados se han realizado con el programa Sigma Plot 4.0.

Para realizar el análisis estadístico de los resultados obtenidos en las figuras 66 y 67, se ha empleado el Mann-Whitney Rank Sum Test.

RESULTADOS.

La figura 62 muestra, para cada uno de los meses estudiados, el número de días en que han tenido actividad los talos de cada una de las exposiciones estudiadas, así como el número de horas, tanto nocturnas como diurnas, durante las cuales se ha mantenido esa actividad. Se indica también cuántos días de cada mes la actividad es debida, al menos en parte, a eventos de lluvia. Es decir en esa figura se indica cuántos días se ha producido rocío durante la noche sobre los talos de cada una de las exposiciones estudiadas, y cuánto tiempo se ha mantenido después del amanecer permitiendo a los líquenes realizar su actividad metabólica.

Inicialmente se puede observar que los fenómenos de condensación sobre la superficie de los líquenes se han producido, en ambas exposiciones, fundamentalmente en otoño e invierno no apareciendo apenas en primavera y nada en verano. Todos los meses del periodo considerado, el número de noches en que se ha producido condensación sobre los talos, y por tanto posiblemente activación de su metabolismo, ha sido mayor en vaguada que en ladera. Pero además, en la ladera se observa que el número de horas de actividad tanto nocturna como diurna es menor que en vaguada. Es decir, en la ladera durante la noche se produce más tarde la condensación de rocío y por tanto el inicio de la actividad respiratoria. Asimismo, tras el amanecer, el rocío formado se evapora antes en la ladera que en la vaguada dando lugar a una más temprana deshidratación de los talos con la consecuente finalización del periodo matinal de actividad. Por tanto, la actividad metabólica de los talos que se desarrollan en ladera este queda restringida a periodos más cortos que en los talos de la vaguada.

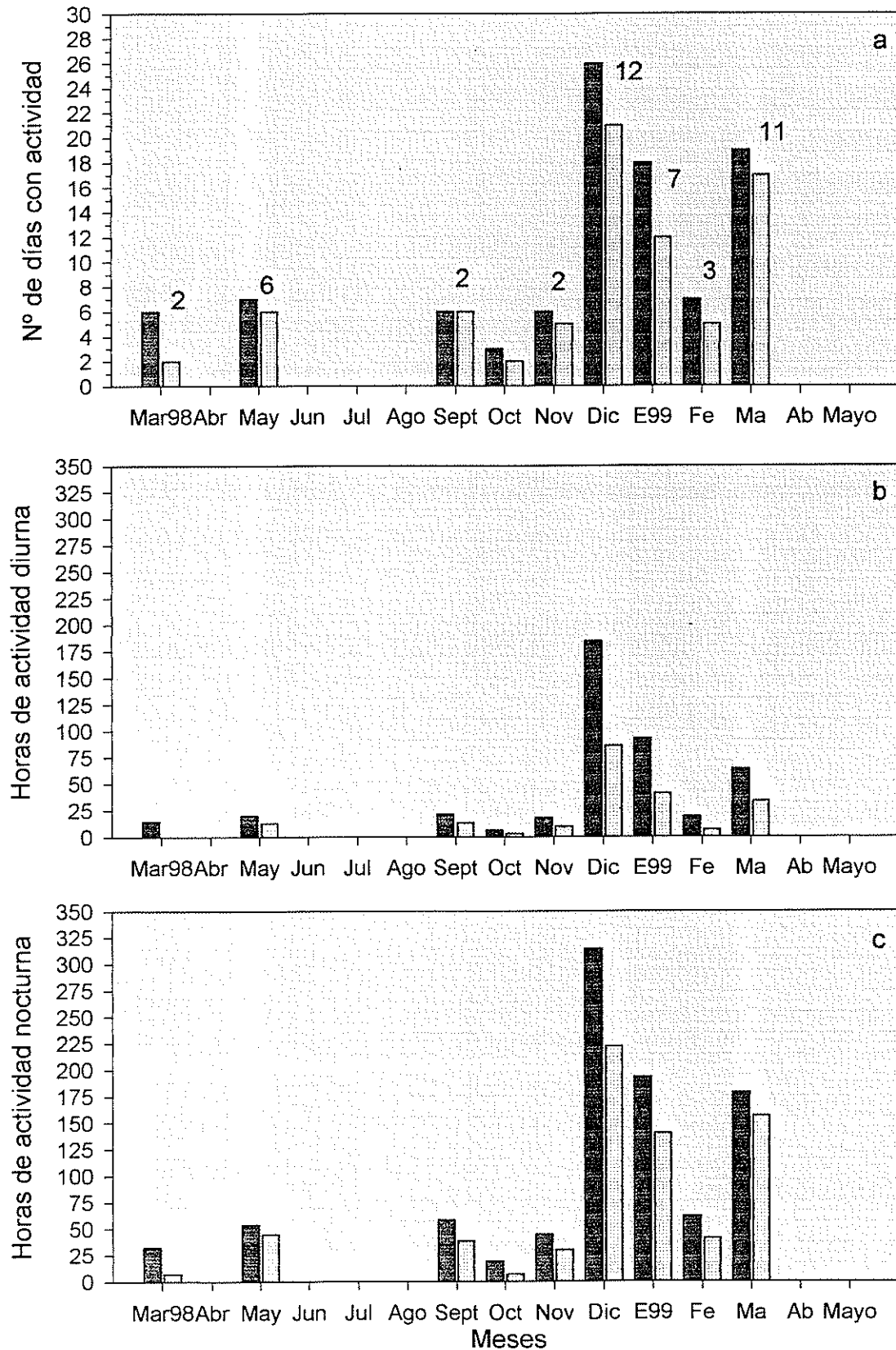


Figura 62. (a) Número de días en que los talos de cada exposición presentaron actividad cada uno de los meses estudiados. Los números que hay encima de las barras indican el número de días en que hubo eventos de lluvia cada mes.
 (b) y (c) Número total de horas durante las cuales los talos de cada exposición estuvieron activos durante el día y durante la noche respectivamente en cada uno de los meses estudiados.
 En las tres gráficas los símbolos empleados han sido:
 T. lacunosus de vaguada
 T. lacunosus de ladera este

Las diferencias observadas en los periodos de actividad de los talos en función de su exposición se relacionan a su vez con la tasa de FN de los talos de cada una de las exposiciones. La figura 63 muestra la tasa de FN estimada cada uno de los meses comprendidos en el periodo de estudio, así como el balance neto de CO₂ total del periodo estudiado para los talos de cada una de las exposiciones seleccionadas. La FN mensual ha sido mayor en el talo de vaguada todos los meses estudiados, excepto en Septiembre y Octubre que fue un poco mayor en los talos de ladera. Sin embargo, como se explicará más adelante en la discusión de los resultados, las tasas obtenidas en los talos de ladera están sobre estimadas por lo que es muy posible que en Septiembre y Octubre también sean mayores las tasas de los talos de vaguada que las de los de ladera.

Sólo en los meses de Diciembre y Enero se obtuvieron tasas de fotosíntesis neta positiva altas. El resto de los meses o bien no tuvo lugar ningún evento de lluvia o condensación, o bien las tasas de fotosíntesis obtenidas durante los periodos de actividad diurna no fueron lo suficientemente altas como para compensar la respiración nocturna, o han sido prácticamente iguales a la respiración y por tanto se han obtenido valores negativos o muy cercanos a cero de fotosíntesis neta mensual.

La figura 64 muestra la FN debida a las lluvias en relación a la FN total estimada cada uno de los meses. Es posible observar que algunos meses los fenómenos de precipitación han dado lugar a tasas negativas de fotosíntesis neta.

De los 98 días de todo el periodo estudiado en que los talos de vaguada presentaron actividad, 59 tuvieron un balance positivo de FN. En 37 de esos 59 días, la actividad metabólica fue debida a hidratación por rocío, en 16 días fue debida también a hidratación por rocío mezclado con lluvia débil, y en los 6 restantes la actividad metabólica fue debida a hidratación por lluvia débil. En 39 días el balance fue negativo siendo debida la actividad metabólica a hidratación por rocío en 16 días, a hidratación por rocío mezclado con lluvias débiles en 3 días, a hidratación por lluvia débil en otros 3 días y a hidratación por lluvia fuerte en 17 días.

Los talos de exposición este presentaron actividad metabólica 76 días en todo el periodo estudiado. 40 de ellos el balance de FN fue positivo y 36 negativo. De los 40 días con balance positivo, la actividad metabólica fue debida a hidratación por rocío en 19 días, a hidratación por rocío mezclado con lluvia débil en 18 días, y a hidratación por lluvia débil en 3 días. De los 36 días con balance negativo, la actividad metabólica fue debida a hidratación por rocío en 11 días, a hidratación por rocío mezclado con lluvia débil en 1 días, a hidratación por lluvia débil en 10 días, y a hidratación por lluvia fuerte en 14 días.

Ni en vaguada ni en ladera este hubo un solo día en que los talos se hidrataran a partir de una lluvia fuerte y obtuvieran un balance de fotosíntesis neta positivo.

Dado que la tasa de FN mensual de los talos de vaguada fue mayor que la de los talos de ladera este, cuando se considera el balance neto de CO₂ total de los 15 meses estudiados se obtiene un valor mayor para los talos de vaguada que para los talos de ladera. La exposición de vaguada parece por tanto presentar condiciones más favorables para el desarrollo de *T. lacunosus* que la ladera este.

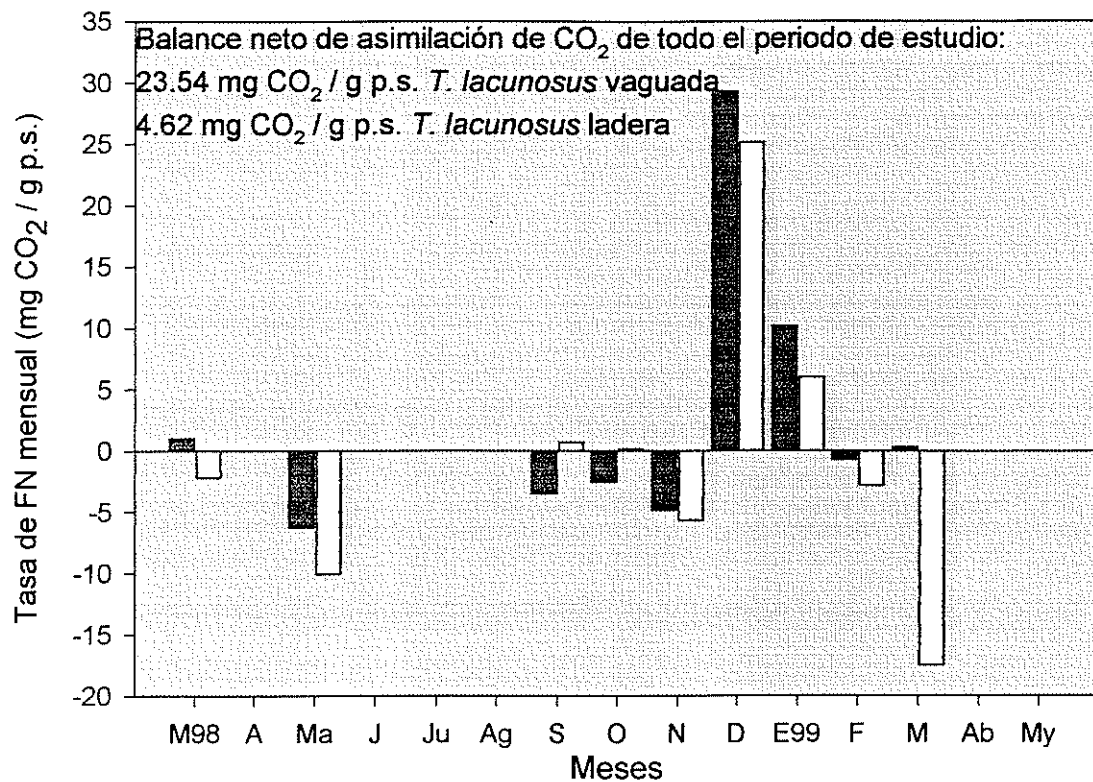


Figura 63. Tasa de FN mensual estimada para *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este. Los símbolos utilizados han sido:

- Tasa de FN mensual estimada para *T. lacunosus* de vaguada
- Tasa de FN mensual estimada para *T. lacunosus* de ladera este

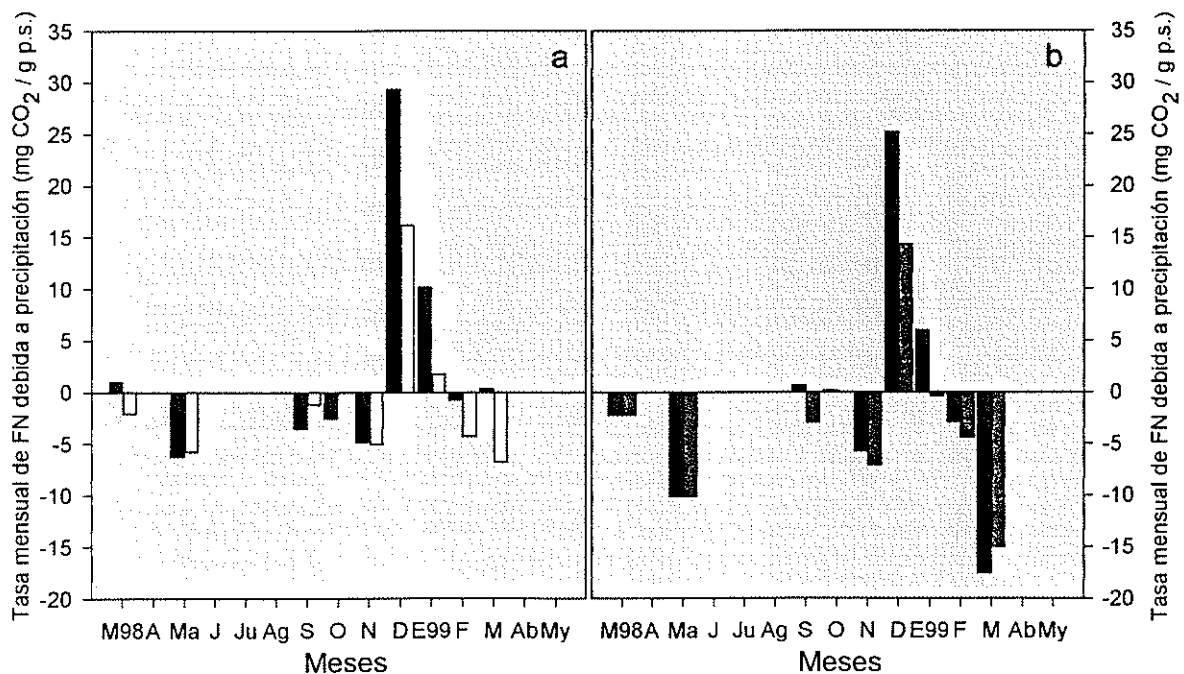


Figura 64. Tasa de FN mensual debida a fenómenos de precipitación en relación a la tasa de FN mensual total estimada para los talos de vaguada (a) y de ladera este (b).

Los símbolos empleados en las gráficas han sido:

- Tasa de FN mensual total estimada para *T. lacunosus* de vaguada
- Tasa de FN mensual debida a fenómenos de precipitación en *T. lacunosus* de vaguada
- Tasa de FN mensual total estimada para *T. lacunosus* de ladera este
- Tasa de FN mensual debida a fenómenos de precipitación en *T. lacunosus* este

La tabla 21 muestra la PPFD y T^a a la que estaban sometidos los talos de vaguada y de ladera este al amanecer y en el momento en que la FN alcanzó su valor máximo algunos de los días de las distintas épocas del año en que presentaron actividad. Se muestra también la hora en que los talos de cada una de las exposiciones alcanzaron la FN máxima. Por último se indica la duración del periodo matinal de actividad de los talos de cada exposición y la asimilación matinal estimada para cada uno de ellos.

Al amanecer, las temperaturas a las que estuvieron sometidos los talos de cada una de las exposiciones fueron muy similares todos los meses estudiados excepto los meses de Noviembre, Diciembre, Enero y Febrero. Durante este periodo, la T^a a la que estuvieron sometidos los talos de ladera este al amanecer fue aproximadamente $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ más alta que la T^a a la que estuvieron sometidos los talos de vaguada. La PPFD incidente (media) sobre los talos al amanecer fue muy similar en ambas exposiciones todos los meses del periodo estudiado.

En el momento en que la FN alcanzó su valor máximo, los talos de ambas exposiciones han presentado una temperatura muy parecida todos los meses estudiados, excepto los meses de Noviembre y Diciembre en que la T^a de los talos de ladera este fue superior ($\approx 2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$), a la de los talos de vaguada. La PPFD a la que han estado sometidos los talos en el momento de máxima FN ha sido mucho más elevada en los talos de ladera este que en los de vaguada en Noviembre, Diciembre y Enero ($\approx 450\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ más alta). En Febrero y Marzo fue también más alta en exposición este aunque las diferencias ya empezaron a hacerse más pequeñas. En Mayo y Septiembre fue parecida en ambas exposiciones (aunque con tendencia a ser más elevada en vaguada).

El tiempo durante el cual se ha mantenido la actividad tras la salida del sol ha sido más prolongado en los talos de vaguada que en los talos de ladera este. Los talos de vaguada han estado metabólicamente activos más tiempo durante la mañana, y además han alcanzado sus tasas máximas de FN entre 20' y 2h20' más tarde que los talos de ladera este.

La FN total durante el periodo de actividad matinal ha sido más elevada en los talos de vaguada que en los talos de ladera este todos los meses del periodo estudiado, excepto en Noviembre, Diciembre y Enero en que algún día los talos de ladera este han superado la asimilación de los talos de vaguada.

TABLA 21 (página 287): PPFD (expresada en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y T^a (expresada en $^{\circ} \text{C}$) a la que estaban sometidos los talos de vaguada y de ladera este al amanecer y en el momento en que la FN alcanzó su valor máximo, algunos de los días en que presentaron actividad. Se muestra también la hora en que los talos de cada una de las exposiciones alcanzaron la FN máxima. Las dos últimas columnas indican la duración del periodo matinal de actividad de los talos de cada una de las dos exposiciones y la FN total (expresada en $\text{mg CO}_2 / \text{g p.s.}$) estimada para cada uno de ellos en ese periodo. En las dos últimas columnas el primer valor de cada par corresponde a los talos de vaguada y el segundo a los talos de ladera este.

FECHA	PRD/T AL AMANEJER TALOS VAGTADA	PRD/T AL AMANEJER TALOS ESTR	PRD/T CIANDOLAFN FEE MANIA ENTOSTALOS DE VAGTADA	PRD/T CIANDOLAFN FEE MANIA ENTOSTALOS ESTR	HORAS ALA QUE LOS TALOS DE VAGTADA ACANZARON FAEN MANIA	HORAS ALA QUE LOS TALOS DE LADRA ESTE ACANZARON FAEN MANIA	DIFERENCIA DEL PERIODO MATERIAL DE ACTIVIDAD	EN TOTAL ESTIMADA DIFERENCIA DEL PERIODO MATERIAL DE ACTIVIDAD
13 May 98	32 / 13.45	5 / 13.1	234 / 18.8	211 / 15.9	8:22	7:00	3h / 2h	1.01 / 0.78
25 May 98	17 / 10.25	29 / 10.7	1159 / 20.2	953 / 22.35	8:22	7:22	3h20' / 2h20'	3.55 / 2.24
22 Sept 98	11 / 12.4	21 / 12.8	849 / 24.05	782 / 21.85	10:15	7:55	4h / 2h	3.66 / 0.92
23 Sept 98	15 / 16.8	7 / 16.35	533 / 21.3	335 / 19.35	11:15	10:15	4h40' / 4h	2.52 / 1.68
24 Sept 98	34 / 12.05	11 / 12.1	726 / 20.8	849 / 21.85	9:15	8:54	3h40' / 2h20'	3.83 / 1.42
1 Nov 98	18 / 6.6	27 / 7.9	117 / 12.65	164 / 13.15	8:40	8:20	2h / 1h40'	0.41 / 0.43
10 Nov 98	9 / 6.45	14 / 7.8	93 / 14.1	725 / 17.15	10:00	9:00	3h20' / 2h20'	0.56 / 0.72
18 Nov 98	22 / 5.5	6 / 6.55	185 / 13.95	707 / 17.2	10:40	10:00	3h40' / 3h20'	1.27 / 2.12
6 Dic 98	16 / 1.4	23 / 1.9	190 / 10	700 / 12.8	12:15	10:55	9h40' / 4h	3.47 / 2.85
8 Dic 98	13 / -0.15	21 / 1.05	184 / 10.85	635 / 13.05	12:35	11:35	10h / 4h40'	2.86 / 3.41
24 Dic 98	22 / 0.3	10 / 0.8	172 / 10.5	640 / 12.55	12:15	10:35	5h20' / 3h20'	1.88 / 1.67
4 Ene 99	17 / -0.3	10 / 0.8	152 / 12.25	775 / 12.55	12:55	10:35	9h20' / 3h20'	2.35 / 1.17
16 Ene 99	20 / 2.4	8 / 2.6	286 / 13.65	761 / 13	12:55	11:15	5h / 4h	2.59 / 2.16
25 Ene 99	7 / 0.3	14 / 1.4	364 / 12.25	765 / 14.8	13:15	10:55	10h20' / 4h20'	3.32 / 3.28
4 Feb 99	10 / -1.3	21 / -0.45	182 / 7.3	550 / 9.3	9:50	9:30	3h20' / 2h20'	1.09 / 0.81
2 Mar 99	21 / 4.5	8 / 4.7	518 / 17	942 / 15.2	11:50	9:30	5h / 2h40'	2.96 / 1.77
13 Mar 99	21 / 4.9	38 / 5.05	441 / 14.1	888 / 14.8	9:50	8:30	3h40' / 2h	2.55 / 1.26
22 Mar 99	10 / 6.5	20 / 6.7	693 / 16.9	954 / 18.95	9:50	8:30	4h / 2h20'	2.89 / 1.53

La figura 65 muestra la frecuencia a la que han estado sometidos los talos de cada una de las exposiciones a distintas PPFD durante las horas de actividad de todo el periodo estudiado. Además, se indican también las temperaturas medias que presentaron los talos de cada exposición cuando se encontraron activos a las distintas PPFD.

Los talos han estado activos fundamentalmente a bajas PPFD ($2\text{-}200\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$), y bajas temperaturas ($5\text{-}13\ ^\circ\text{C}$). Sin embargo, los talos de ladera este han estado sometidos con más frecuencia que los talos de vaguada a altas PPFD ($700\text{-}1200\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) durante las horas de actividad.

Los talos de vaguada han presentado temperaturas medias más elevadas que los talos de ladera este cuando se han encontrado activos bajo cada una de las clases de PPFD consideradas excepto para la clase más baja ($2\text{-}50\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$).

La figura 66 muestra la temperatura media mensual, media de las máximas y media de las mínimas registradas cada uno de los meses del periodo estudiado en los talos de cada una de las exposiciones. Paralelamente se indica la temperatura media mensual, media de las máximas y media de las mínimas registradas durante los periodos en que los talos de cada una de las exposiciones presentaron actividad cada uno de los meses estudiados.

La figura 67 muestra la PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada y la PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada durante los periodos de actividad de los talos de cada una de las exposiciones estudiadas.

Exceptuando los meses de Marzo de 1998, Octubre y Febrero, en que la temperatura media durante los periodos de actividad fue más alta en los talos de ladera este que en los de vaguada, se puede observar que no ha habido diferencia significativa en las temperaturas medias mensuales de los talos de las dos exposiciones durante los periodos de actividad de los mismos.

Asimismo, la PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada durante los periodos de actividad de los talos tampoco presentó diferencias significativas entre las dos exposiciones estudiadas, excepto en los meses de Marzo de 1998 y 1999 en que fue un poco más alta en vaguada y en Enero de 1999 en que fue un poco más alta en la ladera este.

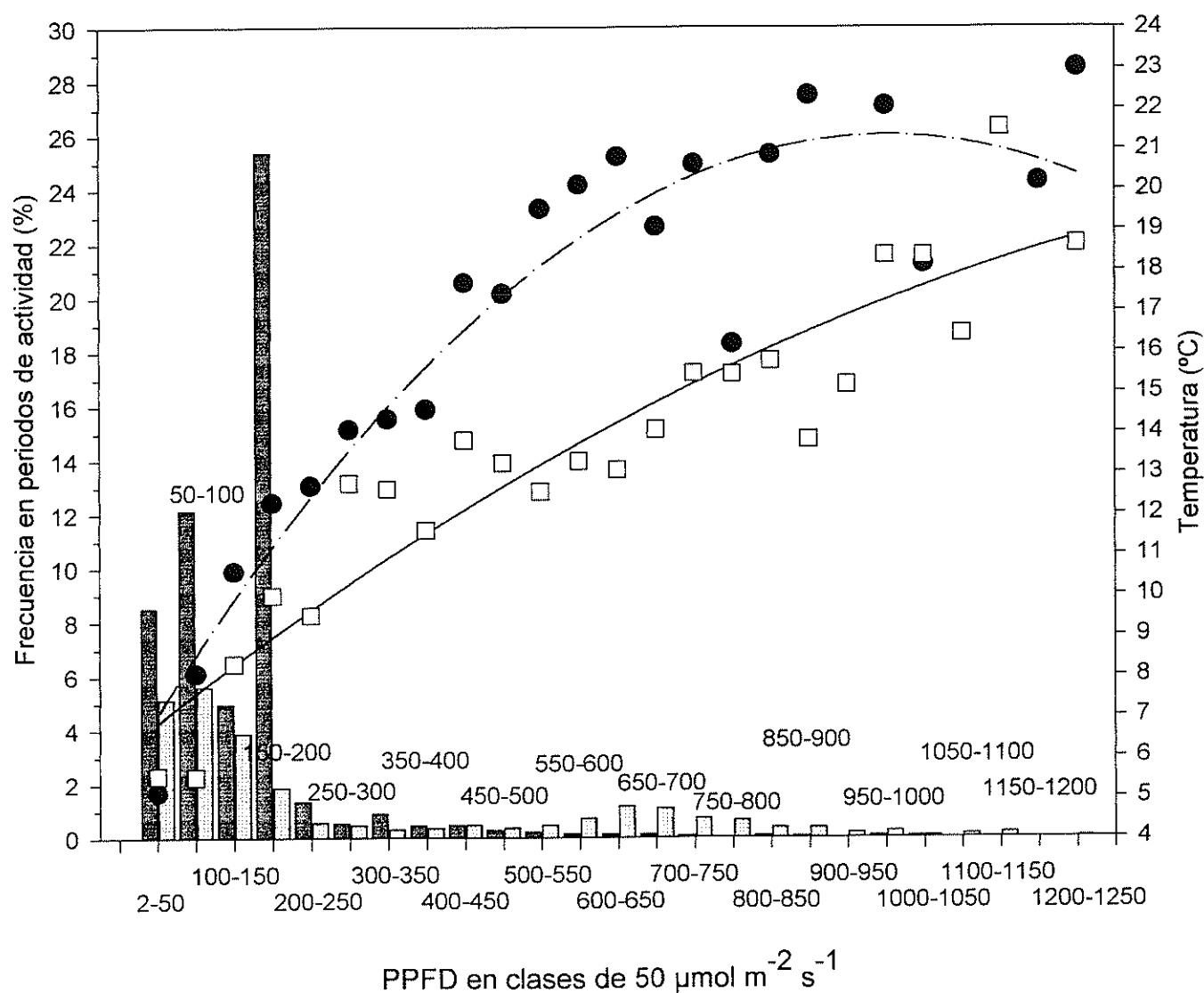


Figura 65. Frecuencia con la que los talos de vaguada (■) y de ladera este (□) han estado sometidos a distintos niveles de PPFD durante los periodos en los que han presentado actividad entre Marzo de 1998 y Marzo de 1999.

Temperatura media que presentaron los talos de vaguada (●) y de ladera este (□) durante los periodos en que presentaron actividad bajo cada uno de los niveles de PPFD indicados.

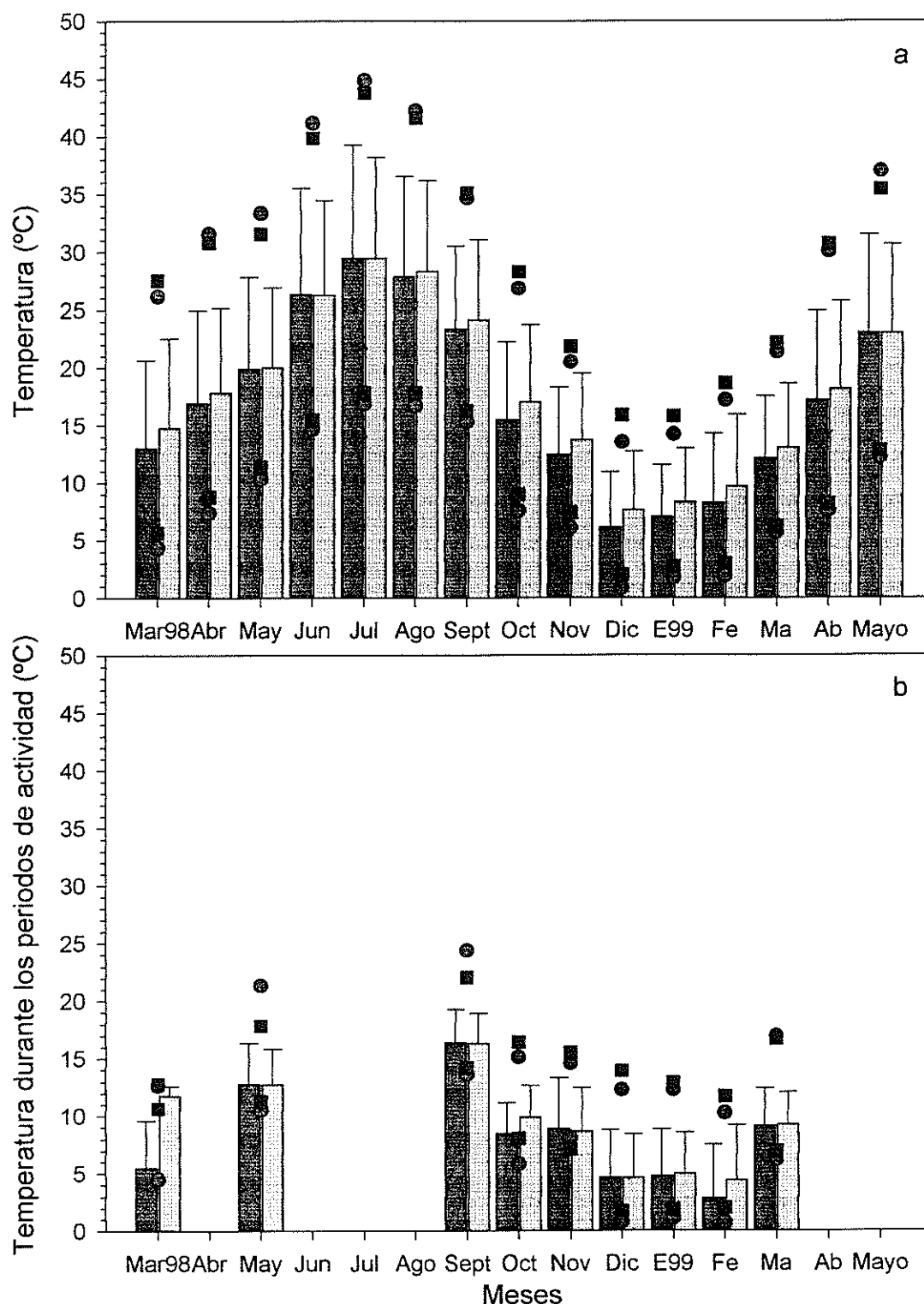


Figura 66. (a) Temperatura media, media de las máximas y media de las mínimas mensuales registradas en *T. lacunosus* de vaguada y de ladera este. (b) Temperatura media, media de las máximas y media de las mínimas registradas durante los periodos de actividad que han presentado los talos de vaguada y de ladera este cada uno de los meses estudiados. Los símbolos empleados han sido:

■ Tª media mensual de *T. lacunosus* de vaguada

□ Tª media mensual de *T. lacunosus* de ladera

● Tª media de las máximas / media de las mínimas mensuales de *T. lacunosus* de vaguada

■ Tª media de las máximas / media de las mínimas mensuales de *T. lacunosus* de ladera este

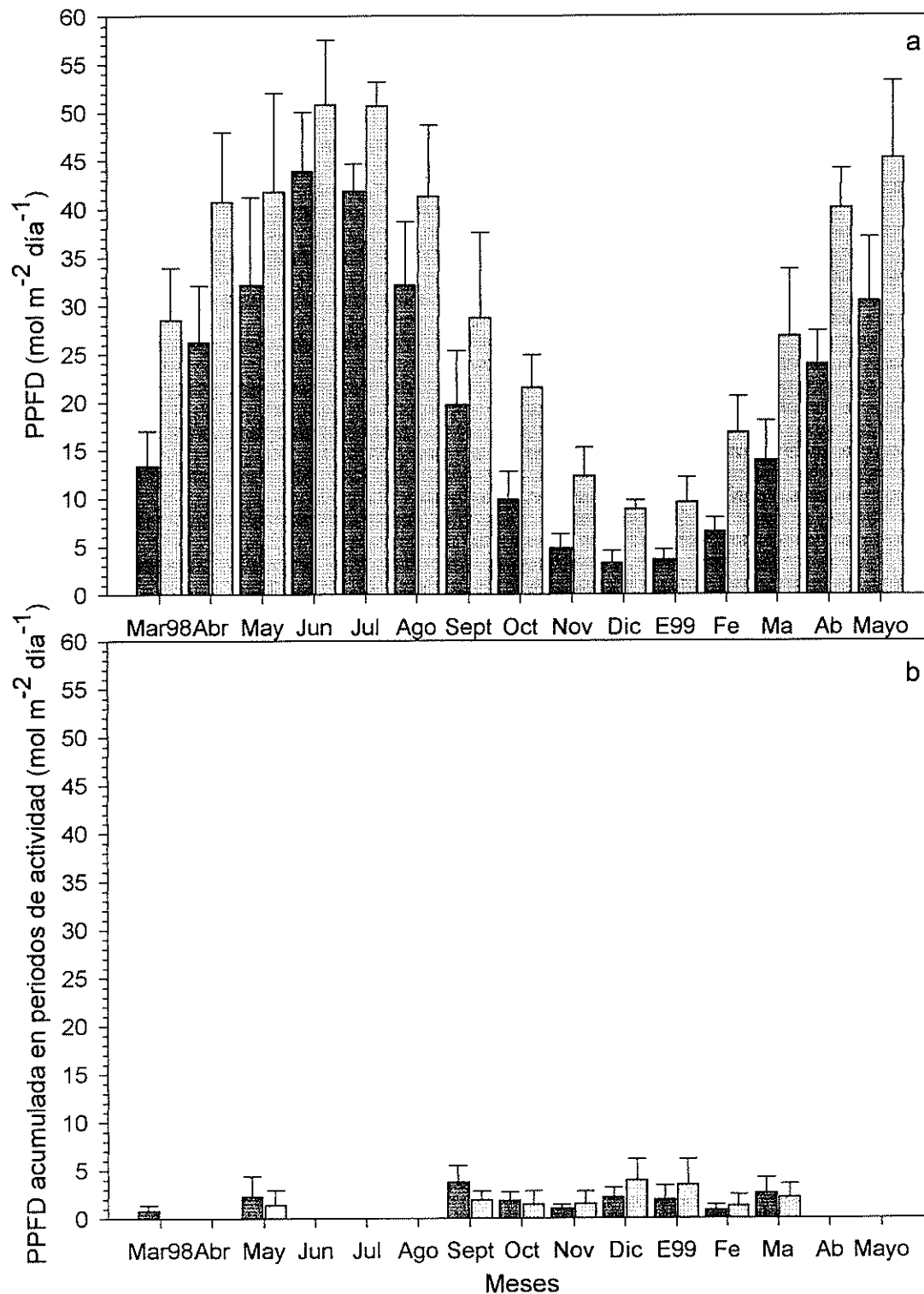


Figura 67. (a) PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada en vaguada y ladera. (b) PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada durante los periodos de actividad en vaguada y ladera. Los símbolos empleados en ambas gráficas han sido:

- (a) PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada en vaguada
(b) PPFD media mensual de la PPFD acumulada en los periodos de actividad que han presentado cada día los talos de *T. lacunosus* de vaguada
- (a) PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada en ladera este
(b) PPFD media mensual de la PPFD acumulada durante los periodos de actividad que han presentado cada día los talos de *T. lacunosus* de ladera

UN AÑO EN LA VIDA DE LAS POBLACIONES DE *TELOSCHISTES* *LACUNOSUS*.

Cuando se realizaron las medidas de fluorescencia de la clorofila a sobre talos de *T. lacunosus* en su medio natural (capítulo IV), se observó que todos los días estudiados la longitud del periodo matinal de captación de CO₂ era más corto en los talos de exposición este que en los talos de vaguada. Se indicó también que este acortamiento es debido a las altas PPFD y T^a incidentes a las que están sometidos los talos de ladera desde primeras horas de la mañana. Las figuras 62b y c muestran una estimación del número de horas totales mensuales de todo el periodo comprendido entre Marzo de 1998 y Marzo de 1999 en que los talos de vaguada y de exposición este se han encontrado metabólicamente activos durante el día y durante la noche. Los resultados obtenidos corroboran las observaciones de campo indicando, no sólo que los talos de ladera este tienen periodos más cortos de actividad matinal todos los meses del año, sino también que el periodo de actividad nocturna es también más corto. Las diferencias microclimáticas existentes entre las dos exposiciones determinan un retraso en la formación de rocío sobre los talos de ladera este con respecto al momento en que se forma en los talos de vaguada. Esto implica que aunque el periodo de fijación de CO₂ matinal de los talos de ladera este sea más corto, también lo es el periodo durante el cual se producen pérdidas por respiración.

En la figura 62a se muestra una estimación del número de días de cada mes del periodo estudiado en que los talos de cada una de las exposiciones mostraron actividad. En la misma gráfica se indica también el número de días en que esa actividad ha sido debida a fenómenos de lluvia. Dado que *T. lacunosus* requiere la presencia de agua líquida en su superficie para hidratarse hasta un nivel en que se pueda activar su metabolismo, la diferencia entre los días en que ha habido actividad y los días que ésta ha sido debida al agua de lluvia, indica el número de noches en que ha habido formación de rocío sobre los talos de cada una de las exposiciones. Excepto en el mes de Septiembre, el número de días en que ha habido condensación sobre los talos de

ladera este ha sido menor que en la vaguada. Por tanto, las diferencias microclimáticas existentes entre las dos exposiciones influyen, no sólo sobre la longitud de los periodos de actividad de los líquenes, sino también sobre el número de días en que se forma rocío.

Las diferencias observadas en los periodos de actividad de los talos en función de su exposición se relacionan a su vez con las tasas de FN de los talos de cada una de las exposiciones. En la figura 63 se puede observar que excepto en los meses de Septiembre y Octubre el balance neto de CO₂ ha sido mayor en los talos de vaguada que en los talos de ladera este.

En el mes de Marzo de 1998, el talo de vaguada alcanzó un balance neto de CO₂ positivo mientras que el del talo de ladera este fue negativo debido a las distintas fuentes de hidratación utilizadas por los talos de cada una de las exposiciones. Los talos de vaguada se hidrataron cuatro días a partir del rocío que se formó sobre ellos durante la noche y comenzaron a respirar durante las horas de oscuridad, pero al amanecer presentaron un periodo de captación de CO₂ que duró aproximadamente 3 h con el que compensaron las pérdidas nocturnas. Hubo dos días que se hidrataron a partir de agua de lluvia durante la noche, que posiblemente provocó la hidratación de los talos hasta un nivel superior al óptimo, por lo que al amanecer consideramos que la FN se encontraba limitada de tal forma que esos dos días la captación matinal de CO₂ no pudo compensar las pérdidas nocturnas por respiración. Sin embargo, gracias a los días en que la hidratación fue por rocío, el balance global de CO₂ del mes fue positivo. En cambio en la ladera este no hubo formación de rocío sobre los talos ninguna noche. Sólo se reactivaron por efecto de la lluvia, de forma que al amanecer los talos estaban suprahidratados y no pudieron compensar la pérdida respiratoria nocturna. Este mes, como se observa en la figura 64b, las lluvias fueron desfavorables para la FN de los líquenes porque fueron lluvias fuertes que además tuvieron lugar durante la noche. Por ello originaron el inicio de la respiración en oscuridad, pero al amanecer dieron lugar a tasas bajas de FN en los talos por suprasaturación hídrica. Como ya se ha indicado, la respuesta respiratoria de este liquen frente al contenido hídrico tiende a hacerse

asintótica desde un contenido hídrico incluso más bajo que el óptimo (capítulo III.I), por ello una alta hidratación de los talos causada por una lluvia fuerte provoca la depresión de la FN pero no la depresión de la respiración en oscuridad.

De nuevo, en Mayo el balance neto de CO_2 de los talos de ambas exposiciones fue negativo. En este caso, los talos de vaguada sólo se hidrataron a partir del rocío una noche en la que además la condensación ocurrió muy temprano (hacia las 22:00 de la noche), de tal forma que los líquenes tuvieron un periodo muy prolongado de respiración en oscuridad. Al amanecer, las condiciones climáticas sólo permitieron un periodo matinal de captación de CO_2 de 2 h que no compensó la respiración nocturna. Hubo tres noches en que los líquenes se hidrataron a causa de una lluvia fuerte, como en el mes de Abril. Esto originó tasas netas de intercambio de CO_2 negativas ya que dieron lugar a periodos muy prolongados de respiración nocturna y a depresión de la FN al amanecer. Otro de los días se hidrataron a causa de un fenómeno de lluvia débil, que no es muy probable que provocara depresión de la FN, pero sí dio lugar a respiración durante toda la noche. Al amanecer, aunque no hubo depresión de la FN, el periodo de captación de CO_2 fue corto y no compensó las pérdidas respiratorias de la noche. Sólo hubo un día en que el balance de intercambio de CO_2 fue positivo. Esa noche los líquenes se hidrataron un poco antes del amanecer por efecto de una lluvia débil que sólo originó (por la hora a la que tuvo lugar), un corto periodo de respiración, pero en cambio al amanecer permitió un periodo matinal de fijación de CO_2 de casi 4 h.

En los talos de ladera este la tasa de FN del mes de Mayo ha resultado tan negativa, porque al igual que ocurrió en Marzo, no se ha producido ningún fenómeno de condensación nocturna. Los seis días que los talos han presentado actividad ha sido tras hidratación con agua de lluvia. Tanto en los casos en que ha sido una lluvia fuerte, como en los que ha sido una lluvia débil, se ha producido al atardecer o al comienzo de la noche de tal forma que los líquenes han estado hidratados y respirando prácticamente toda la noche. Como consecuencia, ni siquiera las mañanas en que no ha habido depresión de la FN - porque la lluvia nocturna fue débil y por tanto no provocó saturación hídrica sino que favoreció la hidratación de los talos hasta su óptimo - se

podieron compensar las pérdidas de CO_2 debidas a respiración. Sólo hubo una noche en que (al igual que en vaguada), se produjo un fenómeno de precipitación débil - que por tanto favoreció la hidratación de los talos hasta su óptimo -a las 4:00 AM. Como este fenómeno tuvo lugar un poco antes del amanecer, el periodo de respiración en oscuridad fue corto, y al amanecer hubo un periodo de absorción de CO_2 de aproximadamente 2 h que dio lugar a un balance neto positivo de CO_2 .

En Junio, Julio y Agosto no hubo ningún fenómeno de precipitación ni condensación de rocío sobre los talos de ninguna de las dos exposiciones. Como consecuencia los talos permanecieron inactivos.

En Septiembre de 1998, los talos de vaguada han presentado una tasa de FN total mensual negativa, mientras que los de ladera este la han tenido positiva. En el caso de los talos de vaguada, ha salido un valor negativo porque las noches en que los talos se han hidratado a partir de rocío, éste se ha formado muy temprano (antes de la medianoche), por lo que los talos han tenido periodos de respiración en oscuridad de al menos 9h. Al amanecer, el ascenso de la PPFD y la T^a ha provocado la deshidratación de los talos a las 2-4 h de comenzar el periodo de fijación de CO_2 . La tasas de asimilación de CO_2 de estos periodos no ha compensado la pérdida respiratoria nocturna. Una mañana, un poco después del amanecer, cayó una lluvia débil sobre talos ya hidratados por rocío nocturno. En principio esto favorece las tasas óptimas de FN matinales. Sin embargo la T^a y PPFD ascendió rápido deshidratando los líquenes de forma que, a pesar de esa pequeña lluvia, la tasa de asimilación matinal no compensó la pérdida nocturna. Una de las noches los talos se hidrataron como consecuencia de una lluvia que duró prácticamente toda la noche. Esto originó una alta tasa respiratoria nocturna y una baja tasas de asimilación matinal - ya que los talos al amanecer estaban suprahidratados y presentaron depresión de la FN -. Como consecuencia tampoco este día hubo un balance total positivo de CO_2 . Este día los talos de ladera este también tuvieron un balance total negativo. Sin embargo el balance mensual de los talos de ladera ha sido positivo porque, aunque al igual que en los talos de vaguada, ha habido tres noches en que se han hidratado a partir de rocío en las que la tasa de asimilación

matinal no ha sido suficiente como para compensar las pérdidas nocturnas por respiración, ha habido una noche en que el rocío se ha formado más tarde que en la vaguada acortando el periodo de respiración nocturna, lo cual ha originado tras el periodo matinal de captación de CO_2 un balance positivo ese día. Además, el día que tuvo lugar esa pequeña lluvia un poco después del amanecer, como esa noche en ladera no se había formado rocío los talos no habían tenido pérdida respiratoria nocturna, y tras hidratarse por lluvia débil al amanecer tuvieron un pequeño pico de asimilación matinal. Como consecuencia el balance neto de CO_2 mensual no ha sido negativo.

En Octubre de 1998 de nuevo la FN mensual total de los talos de vaguada fue negativa debido a que los cortos periodos matinales de absorción de CO_2 no compensaron las pérdidas por respiración en oscuridad. La de los talos de ladera este fue cercana a cero pero positiva, ya que las PPFD y temperaturas en horas de actividad fueron más altas. Esto determinó que las tasas matinales de asimilación fueran al menos suficientes como para compensar las pérdidas respiratorias, y que el balance neto de CO_2 mensual no fuera negativo.

En Noviembre de 1998 globalmente tampoco se compensaron las pérdidas nocturnas por respiración con las tasas de asimilación matinal, aunque hubo algunas mañanas en que las tasas de FN sí superaron a las respiratorias de la noche anterior.

En Diciembre de 1998 y Enero de 1999, los talos de ambas exposiciones han presentado balances netos de intercambio gaseoso de CO_2 positivos y elevados, sobre todo en Diciembre. En Diciembre, la tasa de FN de los talos de vaguada ha sido tan alta porque además de ser el mes con más noches de rocío (14), tras la salida del sol, las T^a y PPFD se han mantenido lo suficientemente bajas como para permitir periodos de fijación de CO_2 largos, incluso de todo el día en muchos casos. Esto, junto con el hecho de que las T^a nocturnas son más bajas, y por tanto las tasas respiratorias también lo son, explica la alta tasa mensual de intercambio gaseoso de CO_2 . Además, aunque hubo un par de días en que hubo fenómenos de lluvia fuerte que hicieron descender las tasas de asimilación de CO_2 , en general este mes los eventos de lluvia fueron débiles, y

aparecieron acompañando al rocío lo cual favoreció la hidratación de los líquenes hasta su nivel óptimo de hidratación. En la exposición este, el balance neto de CO₂ mensual de los talos ha sido también muy alto como consecuencia del alto número de noches con formación de rocío (9), que al igual que en la vaguada en algunos casos se ha visto mezclado con lluvias débiles que han favorecido la hidratación óptima de los talos. Dado que este mes las PPFD y T^a fueron más bajas, las tasas respiratorias nocturnas han sido más bajas y los periodos matinales de asimilación de CO₂ han sido también más largos que otros meses. Esto ha determinado el alto balance neto de intercambio de CO₂. Sigue siendo más bajo que en los talos de vaguada porque los periodos matinales de asimilación de CO₂ han sido más cortos (a pesar de que las tasas de FN de los talos de ladera este han sido superiores a las de los talos de vaguada ya que han estado sometidos a PPFD más altas durante su periodo de actividad).

En Enero de 1999 la tasa de FN de los talos de vaguada fue positiva aunque un poco más baja que en el mes anterior ya que todavía los periodos de asimilación matinal fueron bastante prolongados (4-5 h hasta todo el día), y las tasas respiratorias no muy elevadas gracias a las bajas temperaturas nocturnas que todavía tuvieron lugar en Enero. Por tanto el balance neto pudo ser positivo. Sin embargo, aunque hubo algún fenómeno de lluvia débil que favoreció las tasas matinales de FN, en el mes de Enero de 1999 predominaron las lluvias débiles al anochecer - que originaron periodos de respiración nocturna muy prolongados con tasas que no pudieron ser compensadas por la tasa neta de asimilación matinal - y las lluvias fuertes nocturnas, que también originaron periodos prolongados de respiración y depresión de la FN al amanecer. Lo mismo ha sucedido en los talos de ladera este.

En Febrero de 1999, tanto en los talos de vaguada como en los talos de exposición este, la tasa neta mensual de intercambio gaseoso de CO₂ ha sido consecuencia de las lluvias. Los días en que los talos se hidrataron durante la noche a partir del rocío formado sobre sus lacinias, la tasa de asimilación matinal superó la de respiración nocturna. Sin embargo hubo dos días de lluvias fuertes durante la noche que provocaron altas tasas de respiración nocturna y bajas tasas de FN diurnas como

consecuencia de la depresión por sobresaturación hídrica. Como consecuencia la FN mensual ha sido negativa.

En Marzo de 1999 la baja tasa de FN mensual de los talos de vaguada también ha sido debida a las lluvias (al igual que en el mes anterior), ya que los días en que los talos se hidrataron a partir de rocío en general la asimilación diurna superó a la respiración nocturna. El llamativo valor negativo que aparece en los talos de ladera este es debido a que además de el efecto de las lluvias, el periodo matinal de absorción de CO_2 tras hidratación nocturna por rocío empieza a acortarse como consecuencia del ascenso de las T^a y PPFD. Por ello este acortamiento determina que la asimilación diurna no compense la respiración nocturna.

DISCUSIÓN.

En este capítulo se ha realizado una estimación del balance neto de CO₂ en talos de *T. lacunosus* pertenecientes a dos exposiciones distintas. Pero dado que estas estimaciones se han realizado utilizando conjuntamente datos de campo y de laboratorio, existen una serie de errores potenciales debidos a los cuales los valores obtenidos en este trabajo posiblemente se desvíen en cierta medida de los valores reales que se habrían obtenido de haber tomado todos los datos directamente en el medio en el que se desarrollan los líquenes.

Una de las fuentes de error más importantes es la extrapolación de las tasas de fotosíntesis neta y respiración medidas en el laboratorio, al hábitat natural de los líquenes. Como ya se mostró en el capítulo III de esta Tesis, en este liquen hemos estudiado ampliamente a nivel de laboratorio y bajo condiciones controladas, las tasas de FN y R a distintos niveles de PPFD y temperatura para un contenido hídrico óptimo del talo. Sin embargo, no hemos realizado ninguna medida de intercambio de gaseoso de CO₂ del liquen en su medio natural, de tal forma que no podemos asegurar que para una combinación dada de PPFD y T^a, la tasa de FN o de R del talo sea la misma en el campo que en el laboratorio. Sobre todo considerando que hemos tomado el contenido hídrico óptimo, y que el liquen al amanecer no siempre habrá estado en su nivel óptimo de hidratación. De todas formas, aún conociendo la desviación de la realidad que puede suponer esta extrapolación, la hemos realizado basándonos en estudios como el de Hahn y colaboradores (1993). Estos autores compararon, en siete especies liquénicas diferentes procedentes de un hábitat de tundra en Alaska, las tasas máximas de FN medidas en el campo (mediante la utilización del porómetro), con las tasas de laboratorio medidas en condiciones óptimas de PPFD, T^a e hidratación. Observaron que la capacidad fotosintética encontrada en las medidas de laboratorio fue comparable a las de los estudios de campo.

Otra fuente de error que puede desviar el balance neto de CO₂ estimado es la consideración de que los talos se encuentran en su nivel de hidratación óptima al amanecer. Sin embargo, al menos los días en que se llevaron a cabo medidas de fluorescencia de clorofilas sobre los talos en su hábitat natural, podemos pensar que los líquenes se encontraban en su hidratación óptima o muy cerca ya que además de tener el color verde característico de niveles de hidratación óptima para la FN, se registraron altos valores del parámetro $\Delta F/F_m'$. Como ya mostraron Schroeter y colaboradores (1997b), y como ya se indicó en el capítulo anterior, el valor del parámetro $\Delta F/F_m'$ varía según el nivel de hidratación del talo. En el trabajo indicado utilizaron este parámetro para estudiar cómo el líquen *Buellia frigida* se iba deshidratando de forma desigual según la zona que se considerara. Así, el talo hidratado presentó valores de $\Delta F/F_m'$ comprendidos entre 0.551 y 0.650, mientras que los talos parcialmente deshidratados presentaron valores de 0.351-0.450. Los valores medidos en esta Tesis al amanecer en los talos de *T. lacunosus* de color verde fueron generalmente superiores a 0.6 en todas las zonas de los distintos talos medidos. Esto parece indicar que se encontraban bien hidratados.

Como acaba de ser indicado, el balance neto de CO₂ de los talos se ha calculado en base a las tasas de fotosíntesis neta y respiración obtenidas en los estudios de intercambio gaseoso realizados en el laboratorio y expuestos en el capítulo III. Estos resultados se obtuvieron a partir de talos de *T. lacunosus* pertenecientes a una exposición norte del Desierto de Tabernas. Las tasas de estos talos norte fueron muy similares a las tasas medidas en las mismas condiciones de PPFD y temperatura sobre talos de vaguada de la localidad de El Cautivo (capítulo III.III). Sin embargo los talos de ladera este, están adaptados a mayor cantidad de PPFD que los talos de vaguada. Como consecuencia, al igual que se ha observado en otras especies con poblaciones adaptadas a sol y a sombra (Dale & Causton, 1992), los talos de ladera este tienen menor cantidad de clorofila que los talos de vaguada y por tanto aunque la eficiencia de las clorofilas es similar en los talos de ambas exposiciones, las tasas de FN medidas bajo distintas condiciones de PPFD y temperatura son bastante más baja en los talos de ladera este (resultados expuestos en el capítulo III.III). Dado que para estimar los

balances netos de CO₂ de los talos de ladera, se han utilizado las tasas de los talos Norte (más productivos que los de ladera), los valores de FN mensual obtenidos para los talos de ladera están posiblemente sobre estimados y sean todavía más bajos de lo que aparecen.

La última cuestión que tuvimos que considerar en la estimación del balance neto de CO₂ de los talos de cada una de las exposiciones estudiadas fue el efecto de la hidratación por agua de lluvia en FN. Los experimentos realizados en el capítulo III.I de esta Tesis acerca de la relación existente entre la FN y el contenido hídrico del talo en *T. lacunosus*, han mostrado que este líquen muestra una fuerte depresión de la FN para contenidos hídricos superiores al contenido hídrico óptimo. Si bien este es sólo un experimento de laboratorio, lo cual nos llevó a plantearnos si éste puede ser un fenómeno que se reproduce en el medio natural del líquen.

En este sentido Lange y colaboradores (1993a, 1995), han estudiado “in situ” el efecto de la hidratación por agua de lluvia sobre la FN en líquenes de diversas zonas climáticas (bosques lluviosos de Nueva Zelanda y formación xerotérmica esteparia de Franconia). Encontraron que bajo condiciones naturales de campo, los líquenes sí alcanzaron los altos contenidos hídricos que provocan la depresión de la FN. Concluyeron que la lluvia puede hidratar los talos hasta su máxima capacidad de almacenamiento, y que por tanto la suprasaturación de los talos es un fenómeno que también ocurre en la naturaleza. Hahn y colaboradores (1993) midiendo cursos diurnos de intercambio gaseoso de CO₂ en líquenes de tundra en Alaska, también encontraron en algunos casos una limitación en las tasas de FN debida a la existencia de un contenido hídrico en el talo superior al óptimo. Además, en este trabajo compararon los contenidos hídricos máximos medidos en el campo y en el laboratorio. Los resultados obtenidos mostraron que en muchos casos fueron incluso mayores los contenidos hídricos medidos en el campo. Si bien, hay que tener en cuenta que no es fácil definir el máximo contenido hídrico del líquen ya que no se puede evitar la existencia de una gran cantidad de agua externa adherida al talo entre las ramas y los pelos. Pero precisamente es en el campo donde ese agua queda más fácilmente adherida porque no hay un

agitamiento manual del líquen tras su hidratación. Y esa capa de agua superficial, como ya se indicó en el capítulo III.I de esta Tesis, es una de las principales causas de las resistencias a la difusión del CO₂ en muchos líquenes como *T. lacunosus*. Por tanto Hahn y colaboradores coincidieron con Lange y colaboradores en su conclusión de que los líquenes en el campo, al menos temporalmente, alcanzan su máxima capacidad de almacenamiento de agua mediante hidratación natural. Indicaron que altos contenidos hídricos no son siempre favorables en términos de intercambio gaseoso ya que la suprasaturación de los talos puede deprimir la FN debido al incremento en la resistencia a la difusión del CO₂ dentro del talo.

Lange & Green (1996) encontraron también que el intercambio gaseoso de CO₂ de *Lecanora muralis* y *Xanthoria calcicola* mostró depresión durante y después de una fuerte lluvia en condiciones naturales. Estos líquenes presentan el mismo tipo de respuesta de la FN frente al contenido hídrico del talo que *T. lacunosus*. Además encontraron que el comportamiento de la FN de estos líquenes frente al contenido hídrico del talo fue similar en el laboratorio y en el campo. Todo el rango de contenido hídrico originado en el laboratorio se produjo también en la naturaleza. En contraste, observaron que una hidratación por rocío o por lluvias ligeras, originó en los líquenes un contenido hídrico lo suficientemente bajo como para permitir tasas sustanciales de FN. Los mismos autores volvieron a encontrar los mismos resultados con diversas especies procedentes de distintos hábitats incluyendo zonas áridas (Lange & Green, 1997, Lange et al., 1997c, 1998b, Lange, 2000). En todo un día típico de lluvia el alto contenido hídrico de los talos originó tasas fotosintéticas tan bajas que no respondieron a los cambios en la PPFD.

Basándonos en todos estos resultados decidimos considerar depresión de la FN de *T. lacunosus* tras hidratación por fuerte lluvia en el campo. En aquellos casos en que ha sido una lluvia débil, de acuerdo también con los resultados expuestos por los distintos autores hemos considerado que el líquen alcanzó su contenido hídrico óptimo.

A la vista de lo expuesto los resultados mostrados en este trabajo son estimaciones con un grado de error y que por tanto pueden utilizarse para comparar el efecto de la exposición y microclima sobre la productividad de los talos de las dos exposiciones estudiadas, pero no deben ser considerados valores reales del balance neto de CO₂ de los talos durante el periodo estudiado.

Los resultados obtenidos han mostrado que la hidratación nocturna por rocío ha favorecido la obtención de tasas netas de intercambio gaseoso de CO₂ positivas en aquellos casos en que los periodos matinales de asimilación de CO₂ han sido lo suficientemente largos como para superar las pérdidas por respiración durante la noche. Pero también ha habido muchos días en que la formación del rocío ha tenido lugar incluso antes de la medianoche, ocasionando largos periodos de respiración nocturna. Sin embargo al amanecer las condiciones climáticas no han permitido un periodo de asimilación de CO₂ lo suficientemente largo como para compensar o superar las pérdidas nocturnas.

Se han medido cursos diurnos de intercambio gaseoso de CO₂ en distintas especies en su medio natural que han mostrado como los líquenes se han hidratado por la noche a partir del rocío que se ha formado sobre ellos, y que al amanecer han mostrado un periodo de absorción de CO₂ que se ha mantenido más o menos tiempo a lo largo de la mañana en función del contenido hídrico de los talos y de las condiciones climáticas a las que estuvieron sometidos los líquenes (Kappen et al., 1979; Hahn et al., 1993; Lange et al., 1999b). En función de la longitud de ese periodo y de las tasas fotosintéticas obtenidas por los líquenes según la T^a y PPFD a las que estuvieron sometidos, la asimilación matinal pudo en algunos casos compensar e incluso superar las tasas de respiración nocturna, mientras que en otros las tasas respiratorias superaron a la fotosíntesis matinal y el balance neto de CO₂ fue negativo. Algún ejemplo concreto de esta última posibilidad, es el que indican Kappen y colaboradores (1979) trabajando con *R. maciformis* del Desierto del Negev. Encontraron 20 días en que durante la noche hubo formación de rocío, pero el balance neto de fotosíntesis fue cero. También Lange y colaboradores (1994), estudiando cursos diurnos de actividad mediante sistemas de

intercambio gaseoso de CO_2 en líquenes crustáceos de la zona costera del Desierto de Namibia. Uno de los días encontraron que incluso antes de la medianoche se formó un rocío suave que hidrató a los talos lo suficiente como para que comenzaran a respirar. Entre las 2:00 y las 4:00 de la madrugada se produjo un pequeño descenso de la HR que no evitó que los líquenes siguieran respirando pero si causó que llegaran al amanecer con un contenido hídrico bajo que sólo permitió un periodo de pequeñas tasas de asimilación de CO_2 durante aproximadamente 1 hora. Como resultado la ganancia fotosintética no compensó las pérdidas nocturnas que ocurrieron durante la noche.

Durante el año de medidas, las lluvias fuertes - que hidratan al talo hasta su máximo contenido hídrico originando tasas máximas de respiración en oscuridad, pero depresión de la FN al amanecer - han tenido lugar frecuentemente al atardecer o durante la noche. Esto ha originado periodos muy largos de respiración nocturna (toda la noche), que no han podido ser compensados ni mucho menos superados por las tasas de asimilación diurnas. Es decir, durante este año de estudio parece que las lluvias fuertes han tenido un efecto muy negativo en la productividad de este liquen.

En cuanto a las lluvias débiles, que favorecen la hidratación del liquen hasta niveles cercanos a los necesarios para obtener tasas óptimas de FN, han favorecido la productividad de los talos en mayor o menor grado según en que momento del día hayan tenido lugar. Así, si este evento se produce al atardecer o al anochecer, reactiva el metabolismo de los líquenes desde primeras horas de la noche, antes de lo que lo haría el rocío, ocasionando que los talos respiren durante toda la noche. Si al amanecer el periodo de actividad matinal no es muy largo, (lo cual es frecuente ya que un evento de lluvia débil que tiene lugar al atardecer ya a pasado al amanecer del día siguiente), no se compensan las pérdidas nocturnas. El balance neto de intercambio de CO_2 de ese día podría ser negativo. En aquellos casos en que se ha producido en mitad de una noche en que los talos ya estaban hidratados por acción del rocío un fenómeno de lluvia débil, no parece que éste haya afectado mucho a la tasa de FN estimada. Cuando más pueden favorecer los eventos de lluvia débil a la productividad de los líquenes es cuando se producen cerca del amanecer, ya que o bien refuerzan la hidratación por rocío en el caso

de que este se hubiera formado durante la noche, o bien hidrata a los líquenes originando un periodo de asimilación matinal de CO_2 sin la existencia de pérdidas nocturnas previas. Además, un fenómeno de lluvia débil en un momento cercano al amanecer puede ayudar a prolongar las condiciones de alta HR y baja T^a necesarias para que los líquenes se mantengan hidratados y por tanto activos más tiempos.

Los resultados aquí discutidos acerca del efecto de las lluvias sobre los balances diarios de intercambio gaseoso de CO_2 proceden de una estimación realizada a partir de datos microclimáticos de campo y de datos de intercambio gaseoso de laboratorio. Por ello, es necesario plantearse si las conclusiones obtenidas son coherentes con las obtenidas en estudios de intercambio gaseoso de CO_2 realizados sobre los líquenes en el medio en que se desarrollan. En este sentido Kappen y colaboradores (1979), realizaron medidas de intercambio gaseoso de CO_2 , PPFD, T^a y contenido hídrico sobre *Ramalina maciformis* del Desierto del Negev en un periodo comprendido entre Marzo y Septiembre de 1971. De acuerdo con las conclusiones obtenidas en este trabajo para *T. lacunosus*, estos autores indicaron que la lluvia es favorable a la ganancia fotosintética de *R. maciformis* en aquellos casos en que el talo está moderadamente embebido por lluvia o incluso hidratado por una lluvia apenas medible. También observaron que una lluvia nocturna funciona al amanecer de forma similar a si la hidratación hubiera sido por rocío. A diferencia de nuestros resultados, ellos indicaron que con las mayores precipitaciones, el contenido hídrico más alto alcanzado por *R. maciformis* con estas fuertes lluvias fue de un 137 % sps. Aunque ellos tampoco midieron intercambio gaseoso de CO_2 en el periodo en que tuvieron lugar esas fuertes precipitaciones, concluyeron - considerando las medidas de laboratorio de Lange, 1969 - que el contenido hídrico alcanzado por el talo tras las fuertes lluvias está todavía dentro del rango óptimo, y que por tanto las tasas de FN de *R. maciformis* no debieron sufrir depresión de la FN por un alto contenido hídrico. Esta especie presenta un comportamiento de la FN frente al contenido hídrico del talo tipo *Toninia sedifolia* según la clasificación de Lange et al. (1993a, 1995). Para los líquenes de este tipo, un contenido hídrico de un 140 % p.s. se encuentra dentro del rango óptimo de hidratación que permite unas tasas de FN cercanas a la máxima. En cambio, la respuesta de la FN

frente al contenido hídrico de *T. lacunosus* (capítulo III.I) es muy distinta a la de *R. maciformis*. Por tanto, un contenido hídrico del 140 % p.s. sólo le permite alcanzar unas tasas de FN de un 20-30 % de la máxima medida. Es decir el contenido hídrico alcanzado, según Kappen y colaboradores, por *R. maciformis* tras una fuerte lluvia en el Desierto del Negev, no es suficiente como para provocar depresión de las tasas de FN en *R. maciformis*, pero sí en *T. lacunosus* del Desierto de Tabernas.

También Lange & Green (1996) muestran un curso diurno de un día de Mayo en *Xanthoria calcicola* en el que se dieron condiciones similares de lluvia fuerte durante la noche a las indicadas algunos de los días de nuestro estudio. El liquen al comienzo de la noche se vio sometido a una fuerte lluvia que lo hidrató de tal forma que a medianoche ya presentaba tasas importantes de respiración en oscuridad. Justo al amanecer cayó otra fuerte tormenta, y durante el día hubo periodos de lluvia intercalados con momentos de claridad. Por lo tanto el liquen estuvo hidratado durante las 24 h del día. Pero durante todo el día estuvo suprasaturado y sólo presentó bajas tasas de FN, que además no respondieron a los cambios en la PPFD incidente. Como consecuencia, la combinación de bajas tasas de FN diurnas con las fuertes pérdidas de CO₂ durante la noche ocasionaron que el balance neto diario de CO₂ de este liquen fuera negativo. Este curso mostrado por Lange & Green es coherente con nuestras conclusiones y nos parece muy comparativa la respuesta de *Xanthoria calcicola* con la de *T. lacunosus* ya que ambas especies tienen una respuesta similar de la FN frente al contenido hídrico del talo (tipo *Cladonia pocillium* según Lange et al., 1993a, 1995). Además, al igual que en los resultados aquí obtenidos para *T. lacunosus*, estos autores encontraron también que la productividad de *X. calcicola* severamente limitada por el alto contenido hídrico.

De nuevo Lange y colaboradores (1997c) midiendo cursos diurnos de intercambio gaseoso en *X. calcicola* y *Lecanora muralis* bajo condiciones naturales en el jardín Botánico de Würzburg. Volvieron a encontrar en *L. muralis* una respuesta similar a la explicada en el párrafo anterior para *X. calcicola* tras una fuerte lluvia nocturna que hidrató al liquen hasta altos niveles. En cambio también pudieron medir un día en que *X. calcicola* fue hidratada a intervalos regulares por una lluvia fina que fue

suficiente como para activar el metabolismo del liquen pero sin provocar depresión en la captación de CO₂. Este día fue uno de los más productivos de este liquen. De nuevo estos resultados son muy coherentes con nuestras conclusiones acerca del efecto de una lluvia fuerte y de una lluvia débil (en según que momento del día), sobre el balance neto de CO₂ de *T. lacunosus*.

También en este trabajo se muestra para *L. muralis* una situación muy parecida a la que hemos encontrado de forma muy generalizada en el mes de Diciembre, que ha sido el más productivo. Durante la noche las T^a fueron muy bajas (de hasta 15 ° C bajo cero). Como consecuencia no se registró actividad respiratoria durante la noche pero en cambio sí hubo un periodo de actividad matinal que, gracias a las bajas T^a y PPFD, se mantuvo todo el día. Este liquen tuvo una importante ganancia neta de carbono. En el mes de Diciembre, *T. lacunosus* ha presentado también T^a nocturnas muy bajas en relación a las de otros meses. No han alcanzado las bajas T^a de *L. muralis*, pero sí han sido de 0 °C e incluso un poco inferiores. Gracias a ello, aunque ese mes los periodos de respiración nocturna han sido muy prolongados, las tasas respiratorias han sido muy bajas. Además, dado que también en ese mes se han registrado T^a y PPFD diurnas bajas, los periodos de actividad matinal en muchos casos se han mantenido también a lo largo de todo el día. De esta manera también *T. lacunosus*, al igual que *L. muralis*, ha obtenido importantes ganancias netas de carbono.

Lange (2000) midió cursos diurnos de intercambio gaseoso de CO₂ en la especie *Collema cristatum* procedente de una formación esteparia xerotérmica local en el norte de Würzburg. Este liquen también se caracteriza por presentar una fuerte depresión de la FN. Encontró respuestas frente a la hidratación por agua de lluvia muy coherentes con nuestros datos sobre *T. lacunosus*. *C. cristatum* presentó un balance neto de carbono positivo un día que durante la noche se hidrató por agua de lluvia que no llegó a saturar al talo. Durante el día el liquen presentó tasas de FN altas que oscilaron según la PPFD incidente y que no sólo compensaron sino que también superaron las pérdidas nocturnas por respiración. En cambio una noche que se hidrató hasta saturación como consecuencia de una fuerte lluvia, presentó un periodo de respiración que duró toda la

noche. Al amanecer las tasas de FN presentaron una importante depresión que se mantuvo todo el día. Como consecuencia ese día hubo un balance negativo de carbono para el liquen. Una situación similar tuvo lugar un día en que el liquen estuvo sometido a fuertes lluvias hacia las 4:00 de la madrugada, al mediodía y al atardecer. De hecho, indicaron que la lluvia frecuentemente incrementa el contenido hídrico de *C. cristatum* hasta saturación, lo cual reduce drásticamente la ganancia de carbono fotosintética. En cambio una pequeña lluvia a las 6:00 de la madrugada favoreció mucho las tasas de FN matinales de este liquen.

Por tanto, aunque nuestras conclusiones acerca del efecto de la lluvia y el rocío sobre la productividad de este liquen proceden de estimaciones tomando datos de campo y de laboratorio, son muy coherentes con los resultados obtenidos a partir de cursos diurnos de intercambio gaseoso de CO₂ realizados sobre líquenes en su medio natural y procedentes de distintos hábitats. Además, el hecho de que el efecto de la lluvia sobre las tasas de FN de talos que presentan depresión de la misma para altos contenidos hídricos sea el mismo en líquenes de distintos hábitats, muestra que es una respuesta del liquen frente al contenido hídrico que obtiene tras hidratarse con agua de lluvia, y no una respuesta frente a las condiciones climáticas a las que está sometido del medio en el que se desarrolla tras hidratarse por agua de lluvia. Por tanto tras evaluar los resultados obtenidos por otros autores podemos pensar, que aunque nuestras conclusiones acerca del efecto de la lluvia y el rocío sobre la productividad del liquen estén un poco desviadas de la realidad, sí representan en gran medida el comportamiento de la FN y respiración de *T. lacunosus* frente a las distintas condiciones climáticas y fuentes de hidratación en su medio natural.

Nuestros resultados muestran que el rocío y las lluvias débiles (fundamentalmente las caídas al amanecer), parecen ser las fuentes de hidratación que más contribuyen a la ganancia anual de CO₂. En cambio, los eventos de lluvia fuerte han perjudicado de forma determinante dicha ganancia. En otros líquenes desérticos como *R. maciformis* del Desierto del Negev, que son capaces de reactivar su metabolismo a partir de la captación de vapor de agua atmosférico, se ha indicado

también que es el rocío la fuente de hidratación que contribuye de forma decisiva a la producción anual del liquen (Lange et al., 1970b). Kappen y colaboradores (1979) volvieron a remarcar la importancia del rocío como fuente más frecuente de hidratación para los líquenes del Negev, indicando que la formación de rocío puede llevar a la producción fotosintética más de un 50 % de los días de un año.

El Desierto de Tabernas, dada su localización geográfica, es un semiárido continental en el que son muy importantes los descensos de temperatura que se producen durante la noche. En todo el periodo estudiado en este trabajo, tanto en vaguada como en ladera, la media de la diferencia entre las temperaturas medias mensuales diurnas y nocturnas fue de casi 10 ° C. Además, está a una distancia de 30-40 km de la costa por lo que muchas noches hay saturación atmosférica que favorece que los descensos nocturnos de T^a vayan acompañados de la formación de rocío, y por tanto la posible activación metabólica de los líquenes como *T. lacunosus* que allí se desarrollan.

Los meses de mayor productividad, y realmente los únicos en que hemos estimado un importante balance positivo de CO_2 , que además ha determinado un balance anual positivo para los talos de ambas exposiciones, han sido Diciembre y Enero. En estos meses, además de tener un mayor número de noches con formación de rocío y eventos de lluvia débiles, el descenso de las temperaturas y de la PPFD incidente han determinado la existencia de tasas respiratorias más bajas y periodos diurnos de absorción de CO_2 más prolongados. Ya en 1970b, Lange y colaboradores detectaron un significativo incremento de la productividad del liquen desértico *R. maciformis* al descender la T^a , lo cual en su hábitat natural ocurre en los meses de invierno. Posteriormente, también Lange y sus colaboradores (1977), elaboraron un modelo para simular la fotosíntesis y respiración de este liquen, y volvieron a encontrar que las altas temperaturas disminuyen la productividad en mayor medida que las bajas. Kappen y colaboradores (1979), estimaron la productividad de *R. maciformis* del Desierto del Negev para todos los meses del periodo comprendido entre Marzo de 1971 y Febrero de

1972. También encontraron que la productividad fue mayor en los meses más fríos (Diciembre y Enero).

Todos estos resultados están indicando que la hidratación nocturna, a partir de fuentes como el rocío, la niebla y la alta HR atmosférica, a la que típicamente están adaptados los líquenes desérticos, y que es la que les permite tener un periodo de asimilación de CO₂ en el único momento del día - las primeras horas de la mañana - en el que estos hábitat desérticos presentan relativamente bajas T^a y altas HR atmosféricas, tiene el inconveniente de que reactiva el metabolismo liquénico en un momento en el que por falta de luz el liquen comienza a respirar. Por ello, para obtener un balance de asimilación neta positivo es muy importante para estos líquenes que las temperaturas nocturnas sean bajas para que las tasas respiratorias también lo sean. De todas formas, en este sentido como ya se indicó en el capítulo III.II, *T. lacunosus* presenta tras hidratación con agua líquida y a elevadas T^a, tasas respiratorias mucho más bajas que las de otros líquenes típicamente desérticos.

Los resultados obtenidos en este trabajo han mostrado que las diferencias existentes entre los días y horas en que los talos de cada una de las exposiciones consideradas han estado activos se han reflejado en el balance neto de CO₂ anual. Las diferencias microclimáticas a las que están sometidos los líquenes en cada exposición han determinado un balance neto de CO₂ anual 5 veces más alta en los talos de vaguada. Lange y colaboradores (1975) observaron también, una mañana de medida de intercambio gaseoso en el Desierto del Negev, que un talo norte de *R. maciformis* tuvo una ganancia de carbono dos veces más alta que la de un talo este. Kappen y colaboradores (1980) indicaron que la producción fotosintética de los talos norte de esta especie es un 25 % mayor que la de los talos este.

Otros investigadores han realizado diversas estimaciones de balances de asimilación neta para un periodo de tiempo determinado. El liquen desértico *R. maciformis* del Desierto de Negev, ha sido repetidamente objeto de medidas y estimaciones de balances netos de intercambio gaseoso de CO₂. Lange y colaboradores

(1970a), han obtenido valores de tasas de asimilación durante el periodo matinal de absorción de CO₂ tras hidratación nocturna por rocío, pero sin considerar las pérdidas nocturnas, de 1.76 y 1.32 mg CO₂/g p.s. El primer valor lo obtuvieron aplicando un modelo que desarrollaron en el año 1977 para predecir el intercambio gaseoso de este liquen, y el segundo valor procede de medidas llevadas a cabo en el medio natural del liquen. En éste, el balance neto de asimilación fue de 0.54 mg CO₂/g p.s.

Kappen y colaboradores (1980), también elaboraron un modelo para el cálculo de la producción anual fotosintética de *R. maciformis* de distintas exposiciones, y estimaron que la producción neta total de CO₂ fue de 135.3 mg CO₂/g p.s. para los talos norte, de 60.9 mg CO₂/g p.s. para los talos de exposición este, y de 195.7 mg CO₂/g p.s. para los talos del valle. Dado que tuvieron 322 días de actividad, saldría un balance neto diario de 0.42 mg CO₂/g p.s. para los talos norte, (un poco más baja que la estimada por Lange y colaboradores), de 0.61 mg CO₂/g p.s. para los talos del valle, y de 0.19 mg CO₂/g p.s. para los talos de exposición este.

Existe también una estimación del balance neto de intercambio gaseoso de CO₂ de *T. lacunosus* de los Monegros, en un día típico de formación nocturna de rocío seguido de un periodo matinal de asimilación de aproximadamente 3h (Llimona 1973). El valor obtenido fue de 0.20 mg CO₂/g p.s. A pesar de las diferencias metodológicas, la tasa estimada por Llimona ha sido muy similar al valor de la tasa de FN media diaria obtenido en nuestro trabajo para los talos de *T. lacunosus* de vaguada (0.24 mg CO₂/g p.s.).

Cuando se compara el balance neto de CO₂ anual estimado en nuestro trabajo para *T. lacunosus* de vaguada y para *T. lacunosus* de ladera este con el balance anual estimado para *R. maciformis* localizada en exposiciones similares o en exposición norte, se observa que la tasa aquí obtenida es bastante más baja. Sin embargo, en parte es debido a que los trabajos realizados en el Desierto del Negev han tenido muchos más días actividad (hasta 322), que los registrados en la vaguada del Desierto de Tabernas (98 días). De todas formas, si se compara la tasa de asimilación media diaria de *T.*

lacunosus de vaguada (0.24 mg CO₂/g p.s.) y de *T. lacunosus* de ladera este (0.06 mg CO₂/g p.s.) con la de *R. maciformis* del Desierto del Negev, se sigue observando que las tasas de asimilación de *T. lacunosus* han sido más bajas.

Resulta muy difícil y delicado tratar de establecer comparaciones entre los resultados de estos autores y los obtenidos en nuestro trabajo. En principio, hay que tener en cuenta que son modelos que se han establecido a partir de medidas realizadas en el medio natural del liquen y en el laboratorio. Y además, dado que los distintos modelos han seguido distintas vías de elaboración, y por tanto presentan incluso distintas fuentes de error, sería posible pensar que las diferencias obtenidas proceden en parte de los propios errores de las estimaciones.

Por otro lado, el balance neto de CO₂ depende fuertemente de las condiciones de PPFD, T^a y HR que haya cada mañana, que determinan no sólo las tasas de FN, sino también la velocidad de deshidratación del liquen y el fin del periodo de actividad. Asimismo, el balance va a depender fuertemente del contenido hídrico inicial que tenga el liquen. En este trabajo, aunque estamos comparando líquenes de zonas desérticas, se trata de desiertos diferentes, lo cual puede originar diferencias en las condiciones meteorológicas. De hecho, en los trabajos mencionados, las temperaturas nocturnas de los cursos diurnos medidos en el Desierto del Negev son bastante más bajas que las que hemos registrado nosotros en los mismos meses. Sin embargo las T^a diurnas correspondientes a esos días no han sido más altas. Esto por lo pronto puede determinar tasas respiratorias nocturnas más bajas en *R. maciformis* y por tanto más fáciles de superar con las tasas diurnas de asimilación. Además, estamos comparando especies diferentes por lo que las mismas condiciones nocturnas y diurnas pueden estar determinando contenidos hídricos diferentes al amanecer, distintas tasas de FN y respiración y distinta velocidad de pérdida y captación de agua.

En general, la mayor productividad obtenida en los talos de vaguada está causada por la mayor duración, después de la salida del sol, de las condiciones de PPFD y T^a que permiten un periodo más largo de mantenimiento de altos valores de HR, y por

tanto de la actividad fotosintética. En la ladera este la alta y temprana insolación provoca un ascenso mucho más rápido de las temperaturas que origina una rápida deshidratación e inactivación metabólica de los talos.

Lange y colaboradores (1975), y posteriormente Kappen y colaboradores (1980), compararon en el mes de Septiembre ciclos de actividad diurna en talos de *R. maciformis* del Desierto del Negev de exposiciones diferentes (norte y este). Ambos encontraron que los talos de ladera este presentaban un periodo de actividad matinal más corto, debido a las altas T^a y PPFD a las que se encontraban sometidos estos talos y que provocaban la rápida deshidratación de los mismos. Sin embargo, las tasas de FN alcanzadas por los talos de ladera este durante ese periodo más corto eran mucho más elevadas que las de los talos norte gracias a las altas T^a y PPFD a las que se encontraban sometidos. Si bien, concluyeron que las altas tasas de FN durante un corto periodo de tiempo de los talos de exposición este fueron compensadas y superadas por el efecto de periodos de actividad matinal más prolongados (incluso 2 veces más largos), con tasas fotosintéticas más bajas de los talos norte.

Los resultados obtenidos a partir de nuestras estimaciones difieren un poco de las conclusiones indicadas para *R. maciformis*. Entre los meses de Mayo y Septiembre de 1998, los talos de vaguada han presentado periodos más largos de actividad matinal y tasas de FN matinal total más altas que los talos de ladera este (tabla 21). Sin embargo, las PPFD incidentes y T^a a las que han estado sometidos los talos de ambas exposiciones mientras se encontraban hidratados han llegado a ser similares. Es decir, aunque los talos de ladera este han tenido un periodo de actividad más corto no han presentado tasas máximas de FN más altas que los talos de vaguada. La diferencia entre las dos exposiciones ha sido la rapidez con que aumentan la T^a y PPFD en la ladera este en relación a la vaguada. Los talos de vaguada, aunque más tarde, han llegado a estar sometidos en estado hidratado a las mismas PPFD y T^a que los talos de ladera este. En cambio, Kappen y colaboradores (1980) encontraron en el mes de Septiembre que los talos norte, en el momento en que la FN era máxima, estaban sometidos a una PPFD de

un 36 % de la registrada sobre los talos de ladera este - también en el momento de alcanzar la FN máxima -.

En Noviembre, los periodos de actividad matinal han sido también más cortos en ladera este que en vaguada. Sin embargo, dada la inclinación de los rayos solares en esa época, los talos de ladera este han llegado a estar sometidos en estado hidratado a PPFD mucho más elevadas que los talos de vaguada. Como consecuencia se da una situación más similar a la indicada para *R. maciformis*. Sin embargo, en este caso las tasas fotosintéticas diurnas alcanzadas por los talos de ladera este han sido mucho más altas que las de los talos de vaguada (por la alta PPFD incidente), pero los periodos de actividad de los talos de vaguada no han sido lo suficientemente largos como para compensar y superar las tasas de los talos de ladera este. Es decir, los talos de exposición este han tenido periodos de actividad un poco más cortos que los de vaguada pero con PPFD incidentes mucho más altas que los talos de vaguada, de tal forma que la actividad matinal neta de los tres días seleccionados ha sido mayor en los talos de ladera este.

En Diciembre y Enero hemos encontrado una situación similar a la indicada para *R. maciformis*. Los talos con exposición este tienen periodos de actividad matinal mucho más cortos (4-5 h frente a 9-10 h), aunque sometidos a PPFD y T^a más altas (ya que en esa época los rayos solares van más inclinados). Como consecuencia las tasas de FN que llegan a alcanzar los talos de ladera este mientras están hidratados llegan a ser mucho más altas que las de los talos de vaguada. Sin embargo como los talos de vaguada están activos mucho más tiempo, la asimilación neta matinal ha sido, en muchos casos, más alta en los talos de vaguada.

En Febrero y Marzo la situación ha sido similar a la de Diciembre y Enero, aunque los periodos de actividad matinal de los talos de vaguada se acortan con respecto a Diciembre y Enero.

Es decir, en general, los talos de vaguada tienen tasas mayores de asimilación neta matinal, pero no todos los meses han estado sometidos a PPFD y T^a más bajas que los talos este en horas de actividad.

La PPFD media mensual de la PPFD diaria acumulada en horas de actividad, y la T^a media mensual de los talos en horas de actividad han sido similares en los talos de ambas exposiciones. Schulz y Schroeter (2000), midiendo la señal de *Parmelia centrifuga* y *P. saxatilis*, encontraron que la especie más expuesta a la PPFD y sometida a mayores valores de PPFD durante sus periodos de actividad (*P. centrifuga*), acumuló menos PPFD durante todo el periodo de medida. Es decir, la deshidratación más rápida de *P. centrifuga* por estar más expuesta determinó una menor PPFD acumulada en las horas de actividad de las tres semanas que duraron las medidas.

Esta situación es contraria a la observada para *T. lacunosus*. Aunque los talos de ladera este en algunas épocas del año han estado sometidos en un momento dado del día a mayores PPFD que los talos de vaguada, la PPFD total acumulada al día ha sido similar en los talos de ambas exposiciones. Otros autores han encontrado que los talos más expuestos son los que han recibido mayor PPFD (Lange et al., 1970b; Sundberg et al., 1997b).

Los resultados obtenidos a lo largo de todo el trabajo han mostrado la influencia de las condiciones microclimáticas sobre el número de días en que los talos de cada una de las exposiciones disponen de agua líquida para su hidratación y activación del metabolismo, así como sobre la longitud de los periodos de actividad. También hemos podido conocer cómo afectan las diferencias microclimáticas a la productividad de los talos que habitan en cada una de las exposiciones. La cantidad de rocío y duración de la hidratación por rocío es mucho más alta en vaguada que en ladera este. La distinta colonización de *T. lacunosus* según la exposición considerada está determinada por la disponibilidad de agua del microhábitat.

*VI. - CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS,
ANATÓMICAS Y RELACIONES HÍDRICAS DE
TELOSCHISTES LACUNOSUS Y RAMALINA
BOURGEANA*

INTRODUCCIÓN.

Los líquenes, como organismos poiquilohídricos, carecen de tejidos y órganos que les permiten controlar de forma activa las tasas de captación y pérdida de agua, así como el almacenamiento de la misma dentro del talo. Los resultados obtenidos a partir de los primeros estudios disponibles acerca de las relaciones hídricas que establecen los líquenes con el medio en el que se desarrollan, indicaron que éstas estaban controladas por procesos físicos pasivos y que se asemejaban a las de un gel higroscópico (Kershaw & Rouse, 1971; Blum, 1973; Farrar, 1973; Harris, 1976).

En cambio, numerosos trabajos que se han ido realizando posteriormente han mostrado que existen marcadas adaptaciones morfológicas y estructurales que de forma importante ejercen un control pasivo sobre los procesos de absorción de agua, almacenamiento y pérdida de la misma por parte del talo. Rundel (1974) ya estableció relaciones entre la morfología, las relaciones hídricas y los patrones de distribución de *Ramalina menziesii* (Tayl.) de California. Larson & Kershaw (1976) estudiaron la influencia de las características morfológicas en la resistencia evaporativa de líquenes de poblaciones árticas y subárticas. Larson (1979) encontró diferencias interespecíficas en las relaciones hídricas de especies del género *Umbilicaria*. Palmer & Friedmann (1990) mostraron cómo las diferencias estructurales existentes entre dos especies que se desarrollan en el mismo hábitat - *R. maciformis* y *T. lacunosus* del Desierto del Negev - les permiten utilizar con mayor eficacia distintas fuentes de hidratación.

Kunkel (1980), Snelgar & Green (1981), encontraron una relación entre el grosor del talo y la capacidad de acumulación de agua. Asimismo, se ha indicado que los talos delgados presentan una menor resistencia al transporte del agua (Rundel, 1982, 1988).

Diversos autores han descrito la existencia de capas corticales más gruesas en líquenes procedentes de hábitats más secos, relacionando el incremento de grosor de dicha capa con una tasa más lenta de pérdida de agua (Rundel, 1988; Hyvärinen, 1992). Se han establecido también correlaciones entre la densidad y el grosor de las paredes de las hifas del córtex y las tasas de captación y pérdida de agua, así como con la capacidad de acumulación de la misma (Kunkel, 1980).

Sancho & Kappen (1989), Valladares et al. (1993,1998), Valladares (1994a), han estudiado en profundidad los líquenes de la familia Umbilicariaceae encontrando que las relaciones hídricas en diversas especies de esta familia se relacionan de forma importante con la estructura de la médula.

Un incremento de la relación superficie/volumen de los talos acelera las tasas de captación y también las de pérdida de agua (Larson & Kershaw, 1976; Larson, 1981; Kershaw, 1985b; Rundel, 1988; Büdel & Scheidegger, 1996). Los líquenes son capaces de incrementar esta relación a través de las ramificaciones, pero también se han descrito numerosas estructuras morfológicas especializadas en lograr este objetivo como por ejemplo los cilios (Rundel, 1978), las rizinas (Larson, 1981; Snelgar & Green, 1981) o los pelos (Jahns, 1987).

También, variaciones en la morfología de los talos se han relacionado con factores ambientales, especialmente la luz y el viento, característicos del medio en el que se desarrolla el liquen. Generalmente se ha relacionado la existencia de capas corticales gruesas con un papel protector hacia el fotobionte frente a una alta PPFD incidente (Rundel 1978, 1988; Valladares, 1994b), por lo que los líquenes de desierto suelen presentar un incremento de grosor de la capa cortical. Büdel & Lange (1994) mostraron en diversas especies del género *Peltula* que la capa cortical superior puede atenuar la PPFD ambiental y producir niveles de PPFD a nivel del fotobionte 10 veces más bajos que los que llegan a la superficie. Tretiach & Brown (1995), también encontraron que los talos epilíticos de *Parmelia pastillifera* tenían una capa cortical

superior más gruesa que la de los talos epifíticos (sometidos a PPFD incidente más baja). Dietz et al. (2000), encontraron en 12 especies de líquenes procedentes de hábitats con distinta intensidad de luz, que las capas corticales de los talos de sol transmitieron a las células del fotobionte menos PPFD que las de los talos característicos de un hábitat de sombra. También las capas corticales gruesas pueden ser una importante adaptación de los líquenes sometidos de forma frecuente a fuertes vientos (Kappen, 1973; Rundel, 1978).

Diversos autores han considerado la influencia del color de los talos sobre la T^a que éstos alcanzan, y cómo se relacionan estas diferencias de T^a con las tasas de intercambio gaseoso y con las relaciones hídricas del liquen (Lange 1954; Kershaw 1975; Sancho & Kappen, 1989; Sancho et al., 1994).

Por otro lado, parecen existir también ciertas características estructurales que pueden ayudar a explicar en algunos casos las variaciones en el comportamiento de la FN encontradas en las distintas especies para altos contenidos hídricos del talo. Kappen (1973) indicó que las especies *Umbilicaria cylindrica*, *U. polyphylla*, y *Rhizocarpon geographicum* tienen un córtex muy denso o un talo muy compacto que impide la difusión del CO_2 hacia el fotobionte. Como consecuencia, unas condiciones muy húmedas podrían llevar a una depresión del crecimiento. *Peltigera canina* y otras especies de *Peltigera* (Smyth, 1934; Ellée, 1938; Butin, 1954), así como *Parmelia caperata* (Neubauer, 1938), tienen una estructura muy laxa de tal forma que un alto contenido hídrico no impide el intercambio gaseoso de CO_2 .

Palmer & Friedmann (1990), relacionaron también las diferencias estructurales de *R. maciformis* y *T. lacunosus* del Desierto del Negev con el distinto comportamiento de la FN frente a un alto contenido hídrico observado en estas especies. La falta de un córtex inferior continuo y de hifas hidrófobas medulares en el talo de *T. lacunosus* le facilita la absorción de agua líquida pero provoca una importante reducción en la captación de CO_2 cuando se encuentra altamente hidratado. En cambio *R. maciformis*

absorbe agua líquida sólo en el córtex pero no en la médula, y por tanto resistencias a la difusión del CO₂ solamente se encuentran después de que el liquen esté inmerso en agua varias horas (lo cual es bastante improbable que ocurra en el desierto).

Valladares et al. (1994), consideraron el efecto de la capa cortical en la FN, e indicaron que la existencia de un grueso córtex superior que protege a las células algales de una rápida deshidratación y de los efectos negativos de una PPFD extremadamente intensa, también origina una alta resistencia interna a la difusión del CO₂.

Sancho & Kappen (1989), observaron que las especies *Lasallia pustulata*, *L. hispanica*, *Umbilicaria decussata*, *U. havaasii* y *U. subglabra* presentaron un color negro o verde muy oscuro en estado muy hidratado, coincidiendo con un reducido intercambio gaseoso de CO₂. En el momento en que la FN alcanzó su tasa máxima, el color del talo cambió hacia un tono más claro que relacionaron con la aparición de espacios de aire entre las hifas del córtex favoreciendo así el intercambio gaseoso de CO₂.

Büdel & Lange (1994), relacionaron la existencia de una capa epinecral compacta y con pocos espacios de aire en *Peltula euploca* y *P. africana* con la depresión de la FN que presentan estas dos especies para un alto contenido hídrico. Efecto que no se ha observado en *P. farinosa* que presenta una capa epinecral con numerosos espacios de aire que no se llenan de agua y que mantienen canales para una mejor difusión del CO₂.

Pero a pesar de todos estos trabajos, y otros muchos, que han puesto de manifiesto la estrecha relación existente entre la morfología y anatomía de los líquenes y las características fisiológicas y ecológicas de los mismos, existen muy pocos estudios en los que se relacionen de forma conjunta la morfología y la estructura con las relaciones hídricas, la ecología y las características fotosintéticas de una especie. Además, en general se han comparado especies, o poblaciones de una misma especie,

adaptadas a hábitats muy diferentes (secos o húmedos, de sol o de sombra). Pero apenas se encuentran referencias en las que se comparen distintas estrategias desarrolladas por especies diferentes que habitan en la misma zona climática.

Por ello, en la primera parte de este capítulo hemos estudiado las características morfológicas y anatómicas de las especies liquénicas *T. lacunosus* y *R. bourgeana* distribuidas ambas en el sector semiárido de la provincia de Almería. En el segundo apartado del capítulo se han analizado, bajo condiciones controladas de laboratorio, las tasas de deshidratación de ambas especies con el fin de conocer la capacidad de retención hídrica de cada una de ellas. De esta manera se han podido establecer diferencias entre las características morfológicas y anatómicas de dos especies liquénicas fruticulosas típicas de la región semiárida de la Península Ibérica, y correlacionar estas diferencias con las fuentes de hidratación de las que disponen cada una de estas especies, y con las características ecológicas del medio en el que se desarrolla cada una de ellas. Asimismo, las diferencias estructurales nos han ayudado, junto con los resultados obtenidos en el estudio de la localización del agua en el interior del talo liquénico (capítulo VII), a explicar las diferencias encontradas entre las dos especies en sus características fisiológicas (capítulo III).

MATERIAL Y MÉTODOS.

ESTUDIOS MORFOLÓGICOS.

El estudio de la morfología de *T. lacunosus* y *R. bourgeana* se ha llevado a cabo considerando los siguientes caracteres cualitativos y cuantitativos: forma de crecimiento (biotipo) de los talos, color en seco y en húmedo, altura y anchura de los talos, forma de las lacinias, tipo de ramificación observada en las lacinias, longitud y anchura de las lacinias, presencia/ausencia de estructuras de reproducción sexual (apotecios), tipo de apotecio, color y posición de los mismos, presencia/ausencia de estructuras vegetativas.

El color de los talos se ha caracterizado no sólo mediante la apreciación visual objetiva sino también tomando como referencia la carta de colores RAL.

Las medidas de altura y anchura de los talos se realizaron directamente sobre muestras en su hábitat natural para evitar errores debidos a roturas de los talos durante la recolección y transporte de los mismos. Éstas medidas se realizaron con un calibre SOMET. La altura se midió desde la base hasta la parte más alta. Para caracterizar la anchura de los talos se tomaron dos medidas en cada talo: una en su parte más ancha y otra en su parte más estrecha. En el caso de *T. lacunosus* se midieron talos de dos localidades distintas (El Cautivo y Venta de Yesos), y de tres exposiciones distintas (norte, este y vaguada). En total se midieron 49 talos tomados al azar con el fin de poder caracterizar la variabilidad. En el caso de *R. bourgeana* también se midieron talos de dos localidades distintas (Mónsul y Los Escullos), y de cuatro exposiciones (norte, espolón, este y oeste). En total se midieron 56 talos tomados también al azar.

Para determinar las medidas de las lacinias (longitud y anchura), se seleccionaron 15 talos de cada especie tomados al azar. Se tomaron 1 ó 2 lacinias de cada uno de los talos, y con la ayuda de un calibre SOMET o de papel milimetrado se

midió la longitud, desde la base hasta el ápice de las lacinias, y la anchura. En los talos de *R. bourgeana* dado que las lacinias son bastante cortas, poco ramificadas, y con mucha diferencia de anchura entre la base y el ápice, en cada lacinia se hizo una medida en la base y otra en la zona más ancha situada un poco por debajo del ápice. En las lacinias de *T. lacunosus*, como son muy ramificadas, para la medida de la anchura se ha tomado la zona media de la segunda ramificación por ser la zona correspondiente a la zona media de la lacinia (y en la que se han llevado a cabo la mayor parte de los estudios estructurales).

Para la determinación de los caracteres morfológicos cualitativos se utilizó una lupa binocular MEIJI, EMZ-I y una lupa binocular LEICA, WILD M8, Heerbrugg.

ESTUDIOS ANATÓMICOS.

I.- DETERMINACIÓN DEL DISEÑO ESTRUCTURAL DE LOS TALOS.

Para caracterizar la estructura de los talos se han realizado cortes longitudinales y transversales de los líquenes utilizando un criostato (Slee Mainz MTC) que funciona a baja temperatura (-20 ° C). Las muestras se hidrataron mediante inmersión en agua destilada durante 4 horas. Al cabo de ese tiempo, el recipiente con agua que contenía las muestras fue introducido en un sistema de vacío durante 5 minutos con el fin de sustituir por agua el aire que todavía quedara dentro de las muestras. Es importante que las muestras que van a ser cortadas estén bien hidratadas ya que en caso contrario, el aire que queda en el interior forma unas manchas de color oscuro en los cortes que dificulta la observación de la estructura. Las muestras, una vez hidratadas se incluyeron en un medio embebedor de tejidos (Tissue-Tek 4883) que congela en el interior del criostato a la temperatura arriba indicada. Los cortes, de 15 µm de grosor, fueron realizados a partir de las muestras incluidas en el medio embebedor congelado, y se recogieron con un portaobjetos directamente de la cuchilla por diferencia de temperatura. Los cortes obtenidos fueron teñidos con lactofenol (que tiñe de azul el

citoplasma de las células fúngicas). Después se calentaron con un mechero para mejorar la penetración del colorante y, tras colocar un cubreobjetos, las preparaciones obtenidas fueron selladas con laca de uñas incolora.

También se han utilizado para determinar las características anatómicas de los talos de ambas especies, secciones obtenidas a partir de muestras incluidas en resina Spurr y observadas mediante la utilización de microscopía electrónica de barrido con electrones retrodispersados (SEM-BSE). Esta técnica está explicada en el siguiente apartado (distribución relativa de los simbiontes en el talo).

Se han analizado cortes de las zonas apical, media y basal de las dos especies objeto de estudio con el fin de conocer no sólo las diferencias estructurales existentes entre las dos especies, sino también las existentes entre las distintas zonas del talo líquénico. Los parámetros cualitativos que se han determinado han sido: el tipo de fotobionte y su distribución dentro del talo, así como la disposición u ordenación espacial de las hifas fúngicas en cada una de las capas del talo. Así se han podido determinar los distintos tipos de tejidos que originan las hifas en las distintas capas del talo. Los parámetros cuantitativos - grosor de la sección del talo y de las distintas capas que lo configuran en cada una de las especies estudiadas - se han determinado a nivel de la zona media de las lacinias.

Para estudiar las características anatómicas de las secciones obtenidas con el criostato, se ha utilizado un microscopio óptico Leitz DMRB que lleva acoplado un sistema fotográfico y un ocular con regleta que ha permitido la cuantificación de los grosores de las capas del talo. Para la cuantificación a nivel de zona media, en *R. bourgeana* se han realizado 110 medidas de cada capa, repartidas en 36 secciones diferentes, procedentes de 9 lacinias distintas, que a su vez pertenecían a tres talos distintos. En *T. lacunosus* se han realizado 120 medidas de cada capa, repartidas en 40 secciones diferentes, procedentes de 8 lacinias, que a su vez pertenecían a cuatro talos

distintos. Para el análisis cualitativo de las distintas zonas del talo se han observado cientos de cortes.

Las muestras de *T. lacunosus* han sido recolectadas en la localidad de Venta de los Yesos en laderas con exposición norte, y las de *R. bourgeana* en la localidad del Cerro de Enmedio de poblaciones pertenecientes al espolón de la roca.

II.- DISTRIBUCIÓN RELATIVA DE LOS SIMBIONTES EN EL TALO.

Para determinar de forma cuantitativa la distribución de las células del fotobionte y micobionte en el talo se han aplicado técnicas estereológicas. La estereología surge como una combinación de matemáticas teóricas, estadística y geometría que proporciona datos tridimensionales sobre partículas tridimensionales que son observadas en dos dimensiones a través de las imágenes microscópicas (Weibel, 1973). De los parámetros estereológicos descritos por Weibel en 1973, el que ha sido utilizado en este trabajo ha sido la densidad de volumen (V_v) que representa el volumen de una estructura con respecto al volumen de referencia que la contiene. Se expresa en porcentaje o en $\mu\text{m}^3 / \mu\text{m}^3$.

$V_v = \text{área de la partícula} / \text{área de referencia}$

Para poder aplicar éstas técnicas y estudiar parámetros concernientes a las células en relación con el talo o sus capas, es necesario obtener secciones lo más finas posibles (Cruz-Orive, 1990). Para ello, se han tomado fragmentos de las zonas apical, media y basal de talos de *T. lacunosus* y *R. bourgeana* pertenecientes a las mismas localidades que los empleados para el estudio del diseño estructural. Esos fragmentos inicialmente se incluyeron en resina Spurr (Spurr, 1969), siguiendo el método de Ascaso y colaboradores (Ascaso & Galván, 1975, 1976; Ascaso *et al.*, 1986) que en líneas generales es el siguiente:

- Se hidrata el material, se trocea y se hace el vacío en glutaraldehído al 3 % (1 ml glutaraldehído al 3 % + 7 ml de tampón fosfato sódico 0.1M, PH 7.1). Se mantiene tapado en la nevera durante 3 horas aproximadamente.

- Pasadas las 3 horas se hacen tres lavados de 10 minutos cada uno con el tampón fosfato sódico 0.1 M (PH 7.1). Entre lavado y lavado las muestras tienen que permanecer tapadas en la nevera, al igual que el tampón fosfato. A continuación se dejan las muestras en el tampón toda la noche, en nevera y tapadas.

- A la mañana siguiente, se retira el tampón fosfato, se añade tetróxido de osmio al 1 % a las muestras, y se mantienen tapadas con papel de plata en vitrina de gases durante 5 horas.

- Tras las cinco horas las muestras son sometidas a un proceso de deshidratación mediante lavados en serie con etanol en concentración creciente:

Etanol al 30 % durante 15 minutos

Etanol al 50 % durante 15 minutos

Etanol al 70 % durante 15 minutos

Etanol al 90 % durante 30 minutos

Tres lavados de Etanol al 100 % de 1 hora cada uno

- A continuación se hacen dos lavados de Propileno de 20 minutos cada uno, y se añade una mezcla de Propileno:Spurr (1:1 v/v). Las muestras se mantienen en la mezcla destapadas durante 24 horas, cambiando la mezcla a las 12 horas. Al cabo de ese tiempo se retira la mezcla y se dejan las muestras tapadas impregnándose en Spurr puro durante dos días en nevera para que no polimerice.

- Por último los fragmentos de la muestra se trasladan a unos moldes de silicona que contienen resina Spurr pura. Los moldes se introducen en estufa a 70 ° C durante 24 horas con el fin de polimerizar la resina con los fragmentos y confeccionar así los bloques de resina con los fragmentos incluidos en ella. Pasado este tiempo se apaga la estufa y se saca al día siguiente.

Las secciones semifinas que se van a utilizar para la cuantificación se van a obtener a partir de esos bloques de resina. Por ello cuando los fragmentos de talo se

trasladan a los moldes es importante dejarlos orientados de forma que los cortes que se obtengan posteriormente sean transversales, ya que ésta es una condición necesaria para poder hacer la cuantificación.

Con un ultramicrotomo (Reichert Ultracut-E), con cuchilla de vidrio, se han obtenido cortes semifinos de 0.8 μm de grosor. Estos cortes fueron teñidos con azul de metileno y calentados con un mechero de alcohol Bunsen para fijar la preparación.

Con un microscopio Zeiss MC 80 que lleva incorporado un sistema de cámara clara, se ha podido superponer una trama de puntos regularmente espaciados sobre la imagen de los cortes semifinos. De esta manera los parámetros calculados han sido:

- A nivel de la zona media de los talos de ambas especies, se ha calculado el porcentaje de volumen del talo ocupado por: el fotobionte, por el micobionte, la capa cortical y la médula. En *R. bourgeana* se ha calculado también el porcentaje de volumen del talo ocupado por el hongo medular que forma el pseudotejido denominado condroide, y por el hongo medular que forma el pseudotejido aracnoidal, así como el porcentaje de volumen del talo ocupado por los huecos de aire de la médula. En el caso de *T. lacunosus*, al no existir una médula definida, sino sólo algunos restos de hifas aracnoidales en determinadas zonas, sólo se ha podido evaluar el porcentaje de volumen del talo ocupado por estos restos de hifas aracnoidales.
- Sobre las secciones de las zonas apical y basal de los talos sólo se ha calculado el porcentaje de volumen del talo ocupado por el fotobionte.

Los cálculos se han hecho dividiendo el número de puntos de la trama que tocan la estructura entre el número de puntos de la trama que tocan el área de referencia (que en este caso es el talo completo).

$$V_v = \Sigma \text{ puntos tocando la estructura} / \Sigma \text{ puntos tocando el área de referencia} \times 100$$

Éstas técnicas también se han aplicado sobre fotografías obtenidas empleando Microscopía Electrónica de Barrido con electrones retrodispersados (SEM-BSE). Las muestras se han obtenido también a partir de los fragmentos de talo incluidos en resina Spurr. Para ello se han tomado las cápsulas de Spurr con las muestras, y con la ayuda de una cuchilla de diamante se ha pulido la superficie de la cápsula. Ésta se ha teñido con citrato de plomo y se ha sombreado con carbón. Las preparaciones así obtenidas han sido estudiadas en un microscopio de barrido Zeiss DSM-960, a partir del que se han obtenido las fotografías de las distintas zonas del talo. Sobre las fotografías se ha superpuesto, igual que en el caso anterior, una trama de puntos regularmente espaciados, y se ha hecho la cuantificación de la forma ya explicada.

Para indicar el parámetro que se está calculando, al lado de las siglas Vv se coloca un subíndice en el que primero aparece el nombre de la estructura que se está cuantificando, a continuación una coma y por último el nombre del área de referencia. Si por ejemplo se está cuantificando el porcentaje de volumen del talo ocupado por las algas, se indicaría $V_{\text{alga,talo}}$.

Para realizar la cuantificación se han tomado, en cada especie, diez secciones de zona apical, diez de zona media y diez de zona basal procedentes de lacinias de tres talos distintos.

III.- DETERMINACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS EN EL TALO DE CADA UNA DE LAS ESPECIES.

Se ha calculado el contenido en clorofila de las células algales de cada una de las especies estudiadas, y se ha expresado en μg de clorofila / mm^3 de célula algal. Para ello se han utilizado los datos obtenidos en el apartado anterior de porcentaje de volumen del talo ocupado por las algas, el contenido en clorofilas de los talos (que se calculó en el capítulo III), y la densidad de los talos.

Para calcular el porcentaje de volumen del talo ocupado por las algas ($V_{\text{alga,talo}}$), se ha tomado el valor medio de todas las medidas de $V_{\text{alga,talo}}$ que se realizaron en cada una de las zonas del talo. De esta manera se ha obtenido un valor medio de $V_{\text{alga,talo}}$ para todo el talo.

Para calcular la densidad de los talos es necesario conocer la masa y el volumen de las lacinias. Dado que las lacinias de las dos especies estudiadas se caracterizan por tener pesos muy bajos, sería necesaria una balanza muy precisa para pesar las lacinias una a una sin cometer un error muy alto. Por ello, para el cálculo de la densidad de los talos, se tomaron 20 lacinias de cada una de las especies y se pesaron todas juntas en una balanza de precisión Mettler AJ100.

El volumen de las lacinias se calculó multiplicando la longitud de las lacinias por el área de la sección de las mismas. Dado que la masa se calculó considerando todas las lacinias en conjunto (para cada especie), la longitud total para el cálculo de la densidad se obtuvo midiendo la longitud de cada lacinia, con ayuda de un calibre y de papel milimetrado, y sumando después todas las longitudes.

Para obtener el área de la sección fue necesario incluir las lacinias en resina Spurr, tal y como se ha indicado en el apartado anterior, con el fin de obtener secciones transversales de líquenes en estado deshidratado que se pueden observar y fotografiar utilizando microscopía electrónica de barrido mediante electrones retrodispersados. Sobre las fotos de cada una de las secciones se colocó una trama de puntos en la que se conocía el área asociada a cada punto. Se multiplicó el número de puntos que integraban la sección del talo por el área asociada a cada punto y se obtuvo el área para 10 secciones de zona apical, 10 de zona media y 10 de zona basal de cada especie.

A partir de los valores de porcentaje de volumen del talo ocupado por el alga, de contenido en clorofila de los talos, y de la densidad de los talos, se calculó el contenido en clorofilas de las células algales utilizando la fórmula:

$$CC=CxD/Vv$$

Siendo:

⇒ CC el contenido en clorofila de las células algales expresado en μg de clorofila/ mm^3 de célula algal.

⇒ C el contenido en clorofila de los talos expresado en mg de clorofila/ g de peso seco del talo.

⇒ D la densidad de los talos expresada en mg/mm^3 .

⇒ Vv el porcentaje de volumen de talo ocupado por el hongo expresado en tanto por uno (μm^3 de célula algal/ μm^3 de talo).

Para caracterizar las diferencias estadísticamente significativas entre parámetros en las distintas partes de este capítulo, inicialmente se han empleado los análisis no paramétricos Kruskal-Wallis ANOVA on RANKS (cuando se comparan tres o más grupos experimentales), y Mann-Whitney Rank Sum Test (cuando se comparan sólo dos grupos experimentales). Si tras aplicar estos análisis se ha determinado:

1) Que los datos no se ajustan a una distribución normal con varianzas iguales, y existe diferencia significativa entre parámetros, se aplicó el test de Dunn's.

2) Que los datos sí se ajustan a una distribución normal con varianzas iguales, se aplicó el análisis de varianza ANOVA de una vía (si se comparan tres o más grupos experimentales), o t-student si sólo se comparan dos grupos experimentales entre sí. Cuando tras aplicar ANOVA o t-student las diferencias fueron significativas ($p < 0.05$),

los valores medios fueron comparados utilizando los test de Student-Newman-Keuls (SNK) y de Tukey.

Para llevar a cabo éstos análisis se ha utilizado el programa estadístico SIGMA STAT 2.0

RELACIONES HÍDRICAS.

La caracterización de las relaciones hídricas de *T. lacunosus* y *R. bourgeana* se ha llevado a cabo mediante el cálculo del contenido hídrico máximo y el estudio de la capacidad de retención hídrica de cada una de las especies seleccionadas. Para ello se han realizado curvas de deshidratación bajo condiciones controladas de PPFD, humedad relativa y temperatura.

Las curvas de deshidratación se han llevado a cabo en una cámara climática ASL en cuyo interior el aire circula a una velocidad aproximada de 0.4 m s^{-1} . La velocidad de circulación del aire fue medida con un termo-anemómetro AIRFLOW TA5. Para cada una de las especies se ha determinado el patrón de pérdida de agua a dos temperaturas ($15 \pm 0.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y $20 \pm 0.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$), siendo las condiciones de PPFD y humedad relativa para ambas temperaturas de $120 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD y $70 \pm 2.5 \%$ respectivamente.

Inicialmente los talos fueron hidratados mediante pulverización con agua destilada durante 30 minutos y mediante inmersión en agua destilada durante otros 30 minutos. A continuación, los talos hidratados se colocaron sobre una balanza de precisión A&D EK 120A que estaba situada dentro de la cámara climática en la que previamente se habían fijado las condiciones de PPFD, temperatura y humedad relativa antes indicadas. Esta balanza se conectó a un sistema informático de recogida de datos que, con una frecuencia de 1 minuto, registró el peso de la muestra que se encontraba sobre ella. Por tanto, la variación en el contenido hídrico de los talos a lo largo del

tiempo se determinó, por medio de su peso, desde su máximo contenido hídrico hasta llegar a un estado de estabilización del peso del liquen.

Durante todo el desarrollo del experimento se mantuvieron en el interior de la cámara climática sensores de temperatura (Thermistor, Grant Instrument, G.B.), PPFD (LI-190SB, USA) y humedad relativa (Humicap, Vaisala, Finlandia), conectados a un data-logger (Squirrel Series 1200, Grant, G.B.) con el fin de controlar el mantenimiento de las condiciones fijadas en la cámara climática.

Se han utilizado 5 talos de cada una de las especies. Los talos de *T. lacunosus* fueron recolectados en la localidad de Venta de Yesos, y los de *R. bourgeana* en el Cerro de Enmedio.

EVALUACIÓN DE DATOS.

El contenido hídrico que presentaron los talos tras ser hidratados 30 minutos mediante pulverización con agua destilada y 30 minutos mediante inmersión en agua líquida se consideró el contenido hídrico máximo y se expresó en porcentaje de peso húmedo sobre peso seco estándar utilizando para su cálculo la ecuación:

$$H (\% \text{ peso seco}) = (\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}) / \text{Peso Seco} \times 100$$

Para obtener el peso seco estándar se introdujeron las muestras en estufa durante 24 horas a 100-105 ° C.

Los valores de contenido hídrico obtenidos en las pesadas que se realizaron durante el desarrollo de las curvas de deshidratación han sido expresados como tanto por ciento del máximo de hidratación obtenido para cada talo.

Las gráficas que se muestran en el trabajo de variación en el contenido hídrico de los talos frente al tiempo se han realizado utilizando el programa SIGMA PLOT 4.0.

Para delimitar las zonas en las que las curvas obtenidas se ajustan a una recta se ha utilizando un programa informático que ajusta puntos a una recta siguiendo el método de hacer mínimo el error cuadrático medio. El coeficiente utilizado para determinar el error límite admisible ha sido 2.5.

Con la ayuda del mismo programa se ha calculado la pendiente de las zonas que se ajustan a una recta en cada una de las curvas. Éste parámetro se calculó por considerarse de gran utilidad para la obtención de información acerca de la velocidad de deshidratación de los talos.

Dado que el número de muestras utilizadas ha sido de cinco para cada especie, inicialmente no ha sido posible asegurar que los resultados obtenidos se ajustaran a una distribución normal. Por este motivo se ha tenido que comenzar el análisis estadístico de los datos utilizando análisis no paramétricos. Cuando se ha necesitado comparar si los dos grupos experimentales, (*T. lacunosus* y *R. bourgeana*), se veían afectados por un único factor, (la temperatura a 15 ° C o 20 ° C), se aplicó el método de Man-Whitney Rank Sum Test (equivalente al Kruskal-Wallis Anova on Ranks pero utilizado cuando sólo se tienen dos grupos para comparar). En aquellos casos en que este test indicó que los datos se ajustaban a una distribución normal, se aplicó el Unpaired t-test. Cuando se ha necesitado saber si un único grupo de individuos, (*T. lacunosus* o *R. bourgeana*), se veían afectados por una serie de tratamientos, (temperatura a 15 ° C y 20 ° C), se aplicó el Wilcoxon Signed Rank test (apropiado cuando los datos no se ajustan a una distribución normal y se han realizado sólo dos tratamientos experimentales). En los casos en que éste indicó que los datos se ajustaban a una distribución normal, se realizó el Paired t-test. Estos análisis han permitido establecer las diferencias estadísticamente significativas entre parámetros. Se han llevado a cabo utilizando el programa estadístico SIGMA STAT 2.0

RESULTADOS.

MORFOLOGÍA.

I.- *Ramalina bourgeana*.

Talo fruticuloso, saxícola y epilítico, cuyo aspecto se muestra en la figura 68. Se puede observar que esta especie tiene forma de roseta compacta y cerrada. Son talos rígidos y ascendentes, de un color verde oliva muy similar al número 1000 de la carta RAL de colores. En estado hidratado no presenta diferencias apreciables en la coloración respecto a la que presenta en estado seco. En general los talos tienen escasa altura, (entre 5.7 mm y 9.1 mm), y presentan anchura variable. Los talos medidos en la localidad del Monsul oscilaron entre 1 y 2.7 cm en su parte más estrecha y entre 1 y 2.9 cm en su parte más ancha. Los talos de Los Escullos fueron un poco más grandes oscilando entre 1.3 y 2.8 cm en su parte más estrecha y entre 1.4-3.6 en su parte más ancha. Dentro de una misma localidad no se observó diferencia en los tamaños de los talos de distintas exposiciones.

Figura 68. (Página 336). Aspecto que presentan los talos de *R. bourgeana* pertenecientes a la localidad de Los Escullos (foto a), y a la localidad del Barranco del Sabinar (fotos b y c). Las flechas de la foto a señalan los talos de *R. bourgeana*.



Esta especie muestra una variabilidad morfológica que queda reflejada en las características de sus lacinias. Así, algunas de ellas son muy planas, mientras que otras presentan los márgenes muy curvados generalmente hacia la cara expuesta al sol adquiriendo forma cuneiforme. Las lacinias en general tiene la parte apical lobulada y se encuentran escasamente ramificadas. De hecho algunas de ellas no presentan ninguna ramificación mientras que otras, aunque se ramifican, lo hacen en un único punto del que pueden salir dos o más ramificaciones que a su vez no se vuelven a ramificar de nuevo. En la superficie de las lacinias se aprecia la presencia de un retículo que, en algunos individuos es muy marcado pudiéndose observar incluso a simple vista, mientras que en otros es necesaria la utilización de la lupa para su observación. Incluso en estos últimos individuos, en algunos casos, se observa un retículo muy débil y una superficie de aspecto muy liso. Además el grado de reticulación es un poco mayor en la cara expuesta hacia el suelo que en la expuesta hacia el sol.

Como consecuencia de la variabilidad morfológica indicada, la forma, y por tanto longitud y anchura de las lacinias, varía de unos talos a otros e incluso dentro de un mismo talo. Así, las lacinias no ramificadas tienen forma de gota, por lo que para caracterizar su anchura se han hecho dos medidas: una en la base y otra en su zona más ancha un poco por debajo del ápice. Existen otras lacinias ramificadas un poco por debajo del ápice, (en lo que sería el punto más ancho de la lacinia), en las que da la impresión de que el ápice se ha lobulado de forma prominente. En estas lacinias se ha caracterizado la anchura de la base y la anchura del punto en el que se produce la ramificación por ser el punto equivalente a la zona más ancha de las lacinias no ramificadas. Por último se ha encontrado alguna lacinia ramificada desde la base en la que se han realizado medidas en la base (donde se produce la ramificación), y en la zona más ancha de cada una de las ramificaciones que ha resultado ser incluso más ancha que lacinias no ramificadas. De esta forma se ha determinado que existen dos tipos de talos:

- Talos con lacinias de 2-4.2 mm de anchura y de longitud comprendida entre 0.4-1.5cm. Estos son los talos que se han utilizado en los distintos experimentos desarrollados durante la Tesis.

- Talos con lacinias muy anchas, 1-2.1cm, y longitud 2-2.1 cm. Asimismo, estos talos presentaron un tamaño un poco mayor al descrito al inicio de este apartado (1.1-3.7 cm de anchura en su parte más estrecha y 1.8-4.1 cm en la zona más ancha del talo). Estos talos se muestran en la foto c de la figura 68.

La anchura de las lacinias en su base ha oscilado entre 1-2.5 mm

El disco de fijación de los talos está bien definido salvo en los ejemplares que por su tendencia a formar céspedes está mal delimitado. Estos céspedes pueden llegar a ocupar superficies extensas de hasta 30 cm en su parte más ancha.

Esta especie presenta apotecios lecanorinos, generalmente cóncavos y del mismo color que el talo, como estructura de reproducción sexual. En algunos individuos se encuentran ausentes, mientras que en otros se presentan en gran número y muy desarrollados. En algunos talos se observa una tendencia a la aparición de los apotecios en posición terminal y subterminal, mientras que en otros están distribuidos por toda la superficie de la lacinia (laterales, laminales, terminales, subterminales). En general los apotecios tienden a aparecer en la cara de la lacinia expuesta al sol, aunque en los individuos en que son muy abundantes se han encontrado también en la cara expuesta hacia el suelo.

R. bourgeana presenta también picnidios marginales y laminales con ostiolos de color pálido.

II.- Teloschistes lacunosus.

T. lacunosus es un liquen fruticuloso, terrícola, con aspecto de matorralito bajo, mucho menos compacto y de estructura más abierta que los talos de *R. bourgeana*

(figura 69). Los talos están compuestos por lacinias ascendentes, rígidas y quebradizas en estado seco, pero flexibles y resistentes en estado húmedo. La cara superior de las lacinias, cuando está en estado seco, tiene un color pardo que se asemeja bastante al número 1001 de la carta RAL de colores. En cambio cuando se hidrata adquiere un color verde que se identifica con el número 1020 de la carta RAL de color. La cara inferior de las lacinias es de tono blanquecino. En cuanto al tamaño de los talos existe mucha variabilidad y no se ha observado diferencia significativa entre los talos de las distintas localidades y exposiciones estudiadas. La altura de los talos osciló entre 1.2 y 6.7 cm, y la anchura entre 3.4 cm y 14.4 en su parte más estrecha y entre 3.9 y 19 cm en su parte más ancha. En algunos casos los talos pierden su individualidad y aparecen formando céspedes que ocupan amplias superficies (25-30 cm de ancho), como se muestra en la foto 5 de la figura 69.

Las lacinias, necrosadas hacia la base, son planas pero tienen los bordes fuertemente curvados hacia la cara inferior. Además, en algunas de ellas, los bordes al curvarse llegan a fusionarse entre sí de tal forma que en corte transversal se observa una sección circular. La cara superior se caracteriza por estar cubierta de pelos, mientras que la inferior se encuentra reticulada en mayor o menor medida según la lacinia observada. Las lacinias se encuentran altamente e irregularmente ramificadas de tal forma que el talo presenta un aspecto arborescente. Son muy características las ramificaciones terminales que son muy finas, con aspecto de dedos, y frecuentemente curvadas de forma que adquieren posición perpendicular a la superficie de los rayos solares. Las lacinias y sus ramificaciones se anastomosan unas con otras.

El estudio del tamaño de las lacinias ha revelado, al igual que ocurrió con *R. bourgeana*, la existencia de dos tipos distintos de talos que ya a simple vista se observaba que podían presentar importantes diferencias en la anchura de su lacinias. Así, se han encontrado talos de lacinias estrechas, que son los más abundantes y los que se han empleado durante el desarrollo de esta Tesis, que tienen un anchura comprendida entre 1-2 mm (fotos 1 y 2 de la figura 69). Pero además se ha encontrado un segundo

tipo de talo cuyas lacinias presentan una anchura comprendida entre 9 mm y 1.6 cm (fotos 3 y 4 de la figura 69). Es decir tienen lacinias mucho más anchas que además están mucho menos ramificadas, y que apenas presentan las ramificaciones digitadas terminales tan características de los talos de lacinias estrechas. Las longitudes medidas en las lacinias han oscilado entre 1.4 y 2.6 cm en los talos de lacinias estrechas y entre 3.4 y 4.4 cm en los talos de lacinias anchas.

Se ha detectado la presencia de picnidios.

Presenta apotecios lecanorinos como estructura de reproducción sexual. Es fácil encontrar talos estériles, aunque muchas veces si se observan estos talos con lupa se pueden observar unas protuberancias redondeadas en su superficie que se corresponden con el inicio de los apotecios. Existen individuos con muy poco apotecios y otros individuos con muchos apotecios (foto 6 de la figura 69). Son apotecios cortamente pedunculados que se encuentran distribuidos por toda la superficie de la lacinia.

La tabla 22 muestra las distintas medidas realizadas en los talos de cada una de las especies estudiadas. En esta tabla sólo se indican los valores correspondientes a los talos de lacinias estrechas que son los que utilizados en la Tesis. La comparación establecida en la tabla corrobora las observaciones que se hacen a simple vista en las que se ve que los talos de *T. lacunosus* tienen mayor tamaño y lacinias de mayor longitud que *R. bourgeana*, mientras que ésta tiene lacinias más anchas.

Figura 69. (Página 341 y 342). Aspecto que presentan los talos de *T. lacunosus* perteneciente al Desierto de Tabernas (localidad del Cautivo).





TABLA 22: Valores medios, (expresados en cm), de las medidas realizadas sobre los talos y lacinias de *R. bourgeana* y *T. lacunosus*. La medida de anchura de los talos viene caracterizada por el ancho de la zona más estrecha, (primer valor de cada par), y por el ancho de la zona más ancha (segundo valor de cada par). En el caso de *R. bourgeana* el primer par indicado en las medidas de anchura de talos corresponden a los valores obtenidos a partir de las muestras del Monsul, y el segundo par de valores a los obtenidos a partir de las muestras de Los Escullos. Junto a la media se indica la desviación estándar.

Especie/Parámetro	Altura talos	Anchura talos	Longitud lacinias	Anchura lacinias
<i>R. bourgeana</i>	0.69 ± 0.1	1.64 ± 0.5 / 2.12 ± 0.4 2.04 ± 0.5 / 2.44 ± 0.7	0.96 ± 0.3	0.40 ± 0.2
<i>T. lacunosus</i>	3.62 ± 1.3	6.92 ± 2.5 / 9.0 ± 2.9	2.01 ± 3.9	0.14 ± 0.033

ANATOMÍA.

DISEÑO ESTRUCTURAL DE LOS TALOS.

I.- *Ramalina bourgeana*.

En este trabajo de Doctorado se han estudiado secciones de las zonas apical, media y basal de las lacinias. Las secciones pertenecientes a la zona media han presentado un contorno muy irregular debido probablemente a las reticulaciones existentes en las lacinias. Como consecuencia, el grosor de las secciones ha sido muy variable y ha presentado un valor medio de $363.4 \mu\text{m} \pm 153.9$ en las zonas en las que no existen reticulaciones, y de $471.2 \mu\text{m} \pm 173.1$ en las zonas en las que se encuentran las reticulaciones (figura 70)

Los talos de *R. bourgeana* presentan una capa cortical que rodea al talo, caracterizada por presentar menor grosor en la cara superior que en la inferior. En ambas caras el grosor de la capa cortical ha sido variable oscilando entre $15 \mu\text{m}$ y $70.4 \mu\text{m}$ en la cara superior (siendo la media de $37.2 \mu\text{m} \pm 11.8$), y entre $20 \mu\text{m}$ y $81.6 \mu\text{m}$ en la cara inferior (siendo la media de $41.7 \mu\text{m} \pm 11.5$). Esta capa cortical es de tipo escleroplectenquimática y está constituida por hifas aglutinadas, de paredes muy gruesas y fuertemente gelatinizadas, en las que los citoplasmas se observan como líneas muy finas. Las hifas, en general, aparecen orientadas en distintas direcciones formando una red, aunque en algunas zonas tienden a orientarse transversalmente o lo que es lo mismo perpendiculares a la superficie de la lacinia con una ordenación anticlinal - en estas zonas nos parece más adecuado considerar que la capa cortical es de tipo plecténquima en empalizada - (figura 71). Como consecuencia de la fuerte gelatinización de las paredes de las hifas, la capa cortical es muy compacta, como se observa en las figuras en que se muestra la estructura de la capa cortical, y además en

algunas zonas aparece fuertemente pigmentada (figuras 70 y 73b) lo que dificulta la observación de sus características estructurales.

Por encima de la capa cortical aparece una capa hialina - o epicórtex - muy compacta que también rodea al talo, de grosor variable, pero mayor en la cara superior de la lacinia - $12.2 \pm 5.7 \mu\text{m}$ de media con un máximo de $30 \mu\text{m}$ y un mínimo de $4.8 \mu\text{m}$ - que en la cara inferior ($7.9 \pm 3.2 \mu\text{m}$ de media con un máximo de $22.5 \mu\text{m}$ y un mínimo de $3.2 \mu\text{m}$) (figura 72).

La parte central del talo se encuentra ocupada por la médula (figuras 70, 71b y 72). Ésta contiene al fotobionte (del género *Trebouxia*) que se distribuye formando dos capas que aparecen inmediatamente por debajo de la capa cortical superior y por encima de la capa cortical inferior. La capa algal superior es continua y presentó un grosor medio de $34.4 \mu\text{m} \pm 9.4$ (con un máximo de $52.8 \mu\text{m}$ y un mínimo de $12.5 \mu\text{m}$). La capa algal inferior resultó más fina que la superior ($24.8 \mu\text{m} \pm 12.7$) con un máximo de $75 \mu\text{m}$ y un mínimo de $0 \mu\text{m}$ ya que en algunas zonas pierde la continuidad de forma que las algas aparecen formando grupos aislados (figura 74). Entre las capas algales aparecen las hifas fúngicas medulares. Éstas se encuentran orientadas en distintas direcciones, al azar, entrelazadas de forma laxa, constiuyendo una médula aracnoidal. También, embebidos en la capa medular aparecen haces de hifas fúngicas, de paredes gruesas, orientadas longitudinalmente (paralelas a la superficie o periclinales). Estos haces constituyen un pseudotejido muy compacto de tipo prosoplectenquimático conocido con el nombre de condroide. El grosor de la médula también ha resultado ser muy variable (entre 80 y $805 \mu\text{m}$ con un valor medio de 251.3 ± 134.2), resultando mucho más gruesa en las zonas en las que se encuentran las reticulaciones (entre 175 y $625 \mu\text{m}$ con un valor medio de 356.5 ± 171.3). En la figura 70 se puede observar como en la zona de la reticulación la capa medular tiene un grosor mucho mayor. El grado de compactación de la capa medular varía de unas zonas a otras. Nuestras observaciones muestran que las hifas medulares aracnoidales se encuentran muy libremente entrelazadas entre sí dejando grandes huecos de aire. En cambio los fascículos de tejido

condroide son muy compactos. Por ello, en aquellas zonas de la médula en las que dichos fascículos ocupan una alta proporción de la misma se observa una médula densa (figura 73a). Sin embargo en las zonas de la médula en las que hay una baja proporción de fascículos de tejido condroide, y por tanto está fundamentalmente compuesta por hifas fúngicas aracnoidales, se puede observar una médula muy laxa (figuras 73b y 74b).

Las características estructurales descritas corresponden a la estructura general de los talos estudiada a nivel de la zona media. Sin embargo existen variaciones estructurales dentro de la lacinia según se considere la zona media, apical o basal. En la zona más apical de la lacinia (figuras 71a, 75 y 78), el fotobionte en vez de estar formando capas se encuentra entremezclado con la hifas aracnoidales ocupando prácticamente toda la zona medular del talo. Además prácticamente no se encuentran fascículos de pseudotejido condroide. Se observa también en la zona apical un engrosamiento de la capa hialina. En cuanto se desciende un poco hacia la zona media, el fotobionte en seguida se organiza en capas, como se ha indicado en la descripción general, y además va aumentando la cantidad de pseudotejido condroide que aparece en la médula, lo cual va originando la aparición de una médula más densa. La figura 76 son cortes longitudinales que muestran como se va modificando la estructura del talos desde la parte más apical hacia la zona media. Se observa muy bien el engrosamiento de la capa hialina en el ápice, así como las algas en la zona más apical ocupando toda la médula y la posterior distribución en dos capas claramente diferenciadas a medida que se desciende hacia la zona media.

A nivel de la zona basal (figura 77), es muy llamativa la desaparición del fotobionte. La capa algal inferior normalmente desaparece, y la capa algal superior disminuye mucho de grosor, se hace discontinua, y en algunos casos incluso se desorganiza de forma que las pocas algas que quedan en esa zona aparecen ya distribuidas por la médula. En las capas corticales, en algunos casos ya no se observan los citoplasmas de las hifas debido a que hacia la base las células van muriendo de

forma que el citoplasma se va haciendo pequeño hasta que desaparece y se fusionan las paredes. Además, en la médula de la zona basal aumenta mucho la cantidad de pseudotejido condroide con respecto al resto del talo, llegando incluso a entrar en contacto en muchas zonas con la capa cortical.

Se ha encontrado también la presencia de picnidios (figuras 70a, 73b), y pseudocifelas (figura 78).

Figura 70. (Página 349). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas sobre una lacinia de *R. bourgeana* a nivel de una zona reticulada (a) y a nivel de una zona no reticulada (b). Se puede observar que el grosor de la sección, y de la capa medular más concretamente, es mayor en la zona reticulada. También es destacable la fuerte pigmentación de la capa cortical superior. Estas secciones además presentan la estructura típica descrita en el texto para las lacinias de este liquen a nivel de la zona media. ep: epicórtex; c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal; c.m.: capa medular; pic: picnidio. Escala = 30 μm .

Figura 71. (Página 350). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas a nivel de la zona apical (a), y de la zona media (b) de lacinias de *R. bourgeana*. En ambas se muestra con detalle la estructura de las capas corticales, y en la foto b además se puede observar la estructura descrita en el texto a nivel de zona media. Escala: a = 10 μm ; b = 18 μm .

Figura 72. (Página 351). Sección transversal de 15 μm de grosor realizada a nivel de la zona media de una lacinia de *R. bourgeana*. La flecha señala la capa epicortical. Escala = 30 μm .

Figura 73. (Páginas 351 y 352). Secciones transversales de 15 μm de grosor en las que cabe destacar la mayor (a), o menor (b), compactación de la capa medular. La flecha de la foto b señala un picnidio. Escala = 18 μm .

Figura 74. (Página 352). (a) Sección transversal realizada a nivel de zona media cercana al ápice de una lacinia de *R. bourgeana* incluida en resina Spurr. Observación realizada mediante SEM-BSE en la que se muestra la estructura descrita en el texto. Muy llamativa la presencia de una capa algal más gruesa y continua en la cara superior que en la inferior. Prácticamente no existen cordones de pseudotejido condroide en la médula por ser una zona muy cercana al ápice de la lacinia, y por ello la médula es laxa y presenta muchos huecos de aire. (b) Sección transversal realizada a nivel de la zona media de una lacinia de *R. bourgeana*. Se muestra un detalle de las diferencias existentes entre las capas algales superior e inferior. Escala: a = 15 μm ; b = 10 μm .

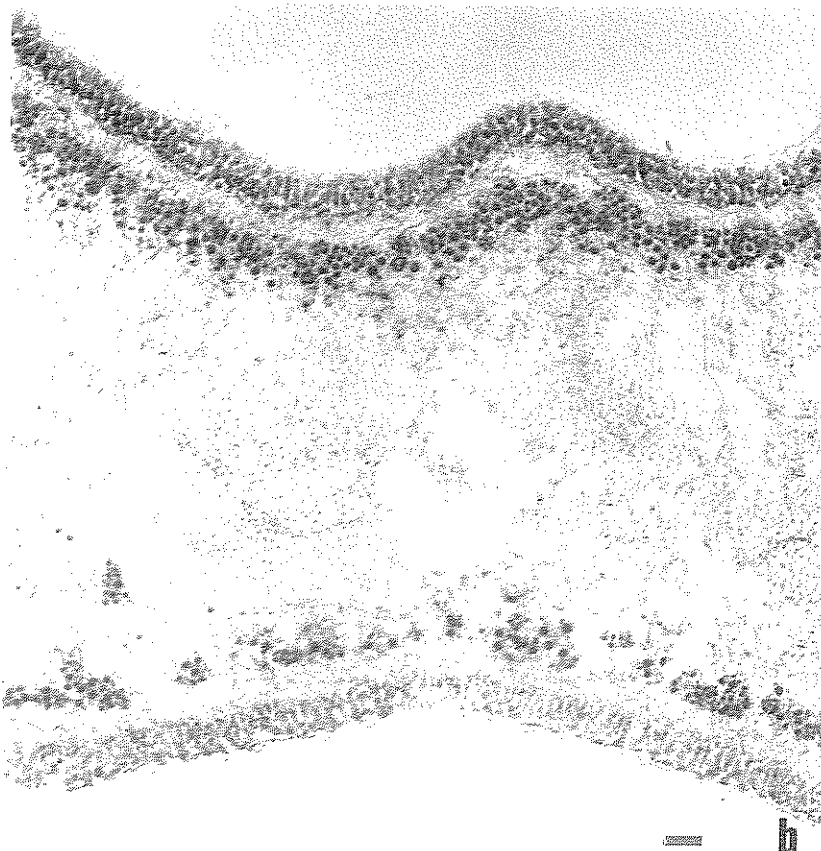
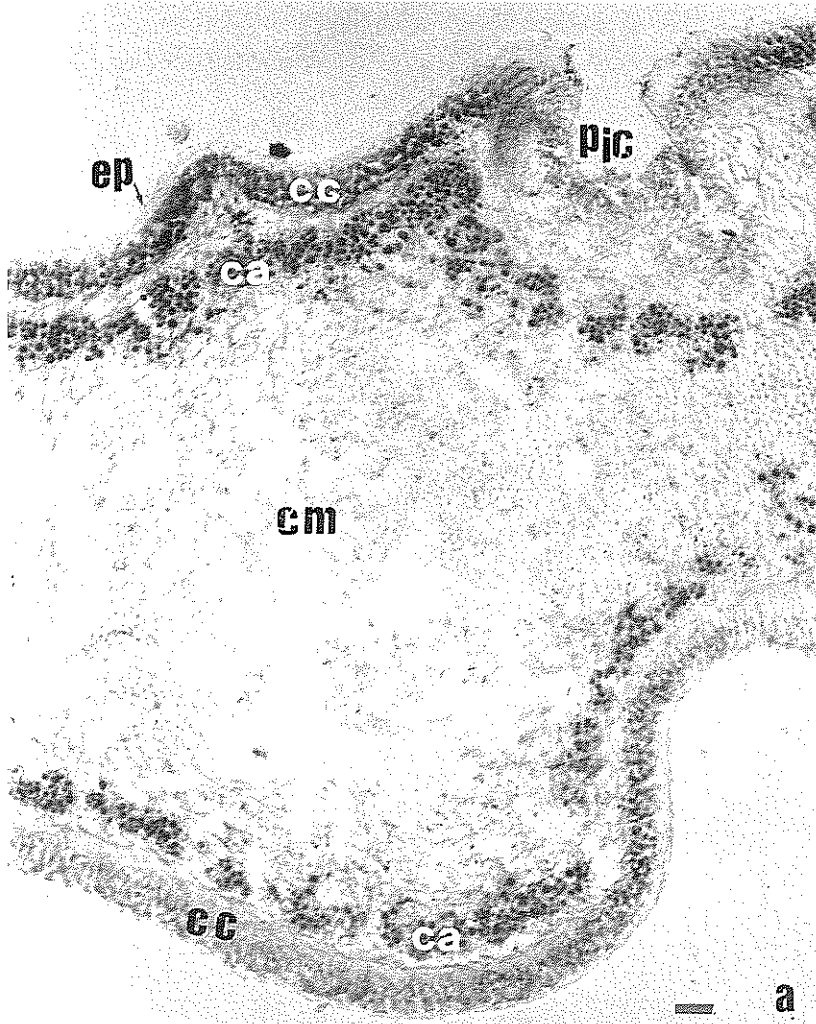
Figura 75. (página 353). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas a nivel de la zona apical en lacinias de *R. bourgeana*. Escala = 10 μm en la foto superior, y 18 μm en la foto inferior.

Figura 76. (Página 354). Secciones longitudinales de 15 μm de grosor realizadas sobre lacinias de *R. bourgeana*. Se muestra las diferencias estructurales entre la zona apical y la zona media. Escala = 18 μm en la foto superior y en la central, y 30 μm en la foto inferior.

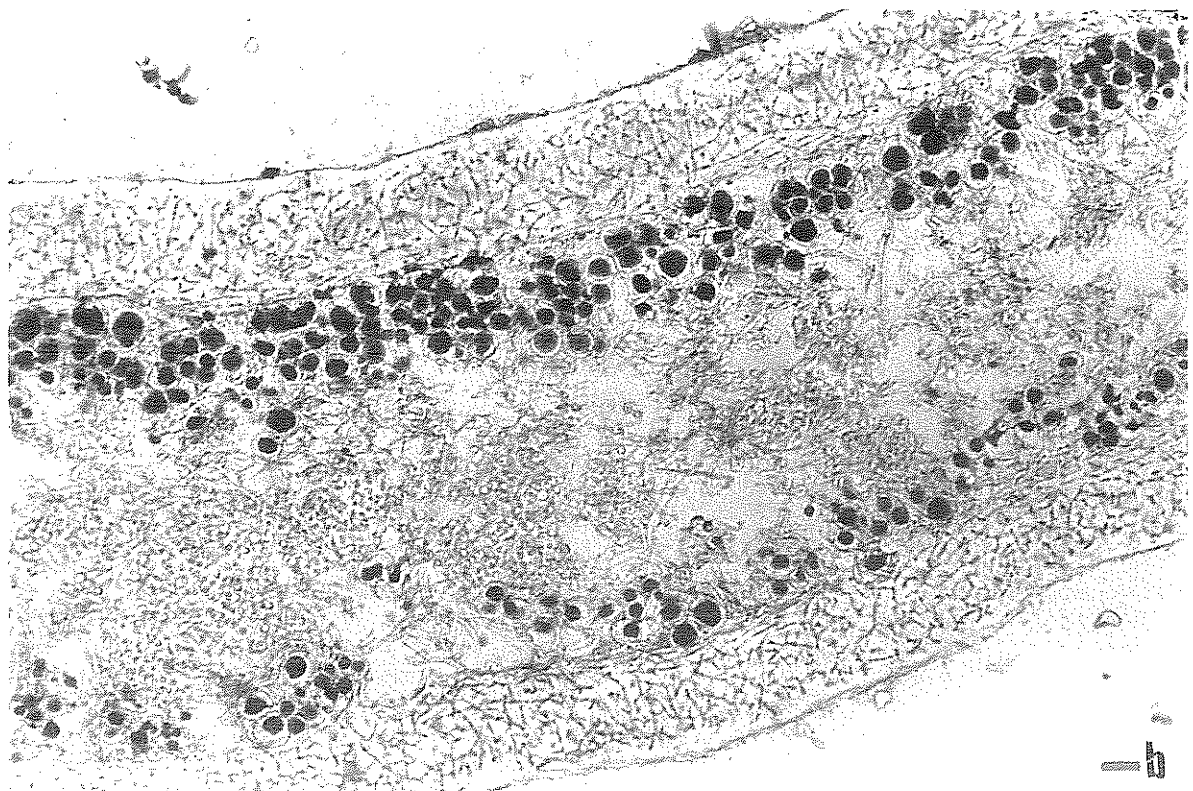
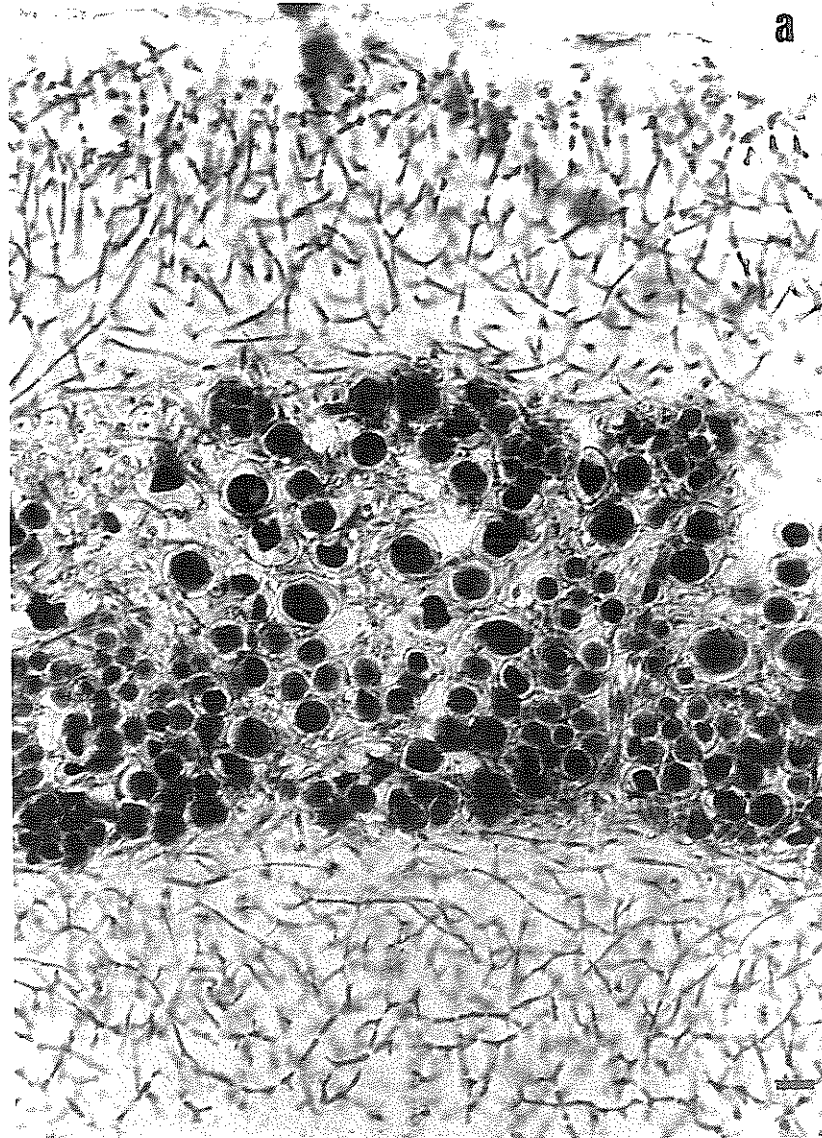
Figura 77. (Página 355). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas a nivel de la zona basal en lacinias de *R. bourgeana*. Escala = 18 μm .

Figura 78. (Página 356). Secciones transversales de la zona apical de lacinias de *R. bourgeana* incluidas en resina Spurr. Observación realizada mediante SEM-BSE. Cabe destacar la presencia de pseudocifelas (flechas). Escala = 10 μm .

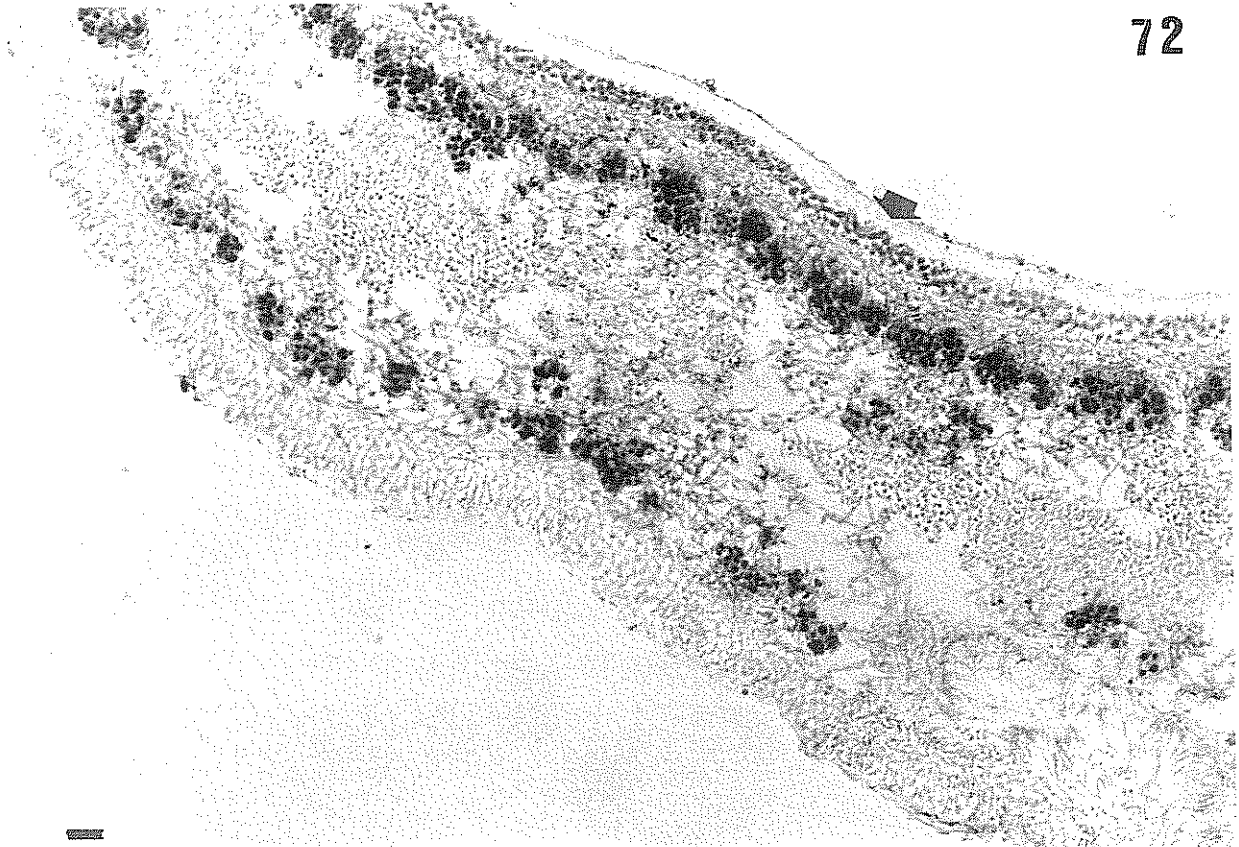
70



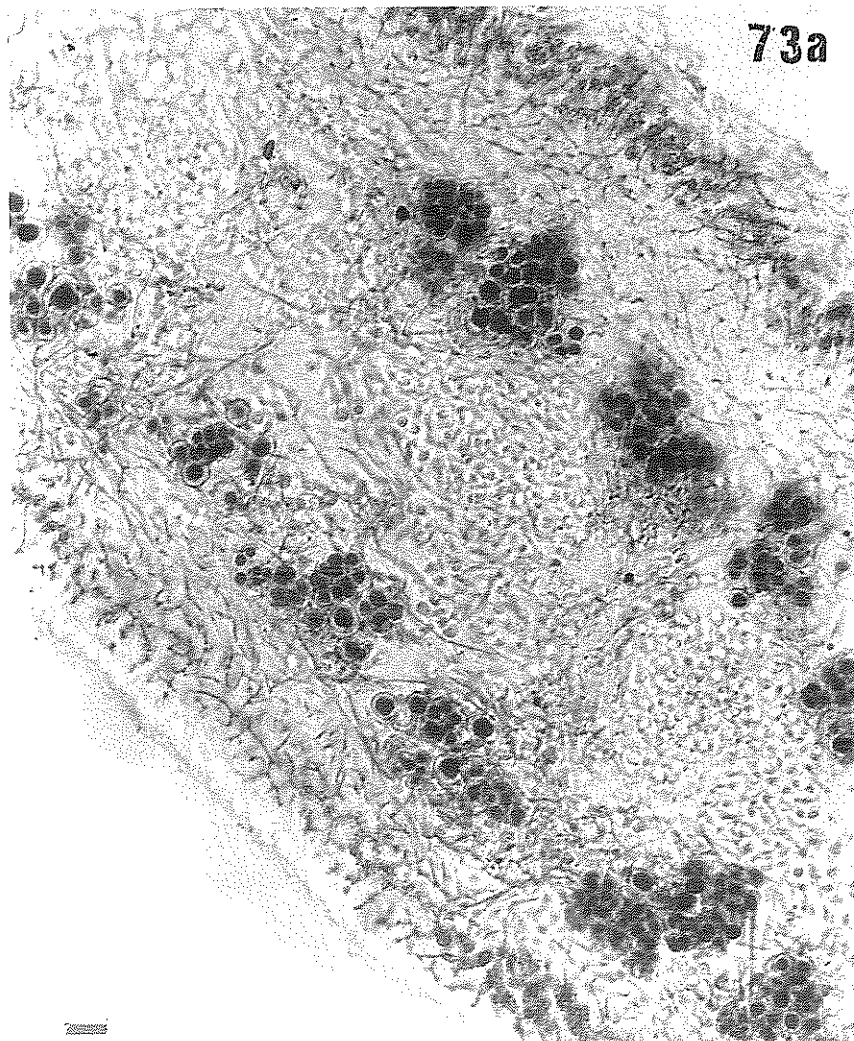
71

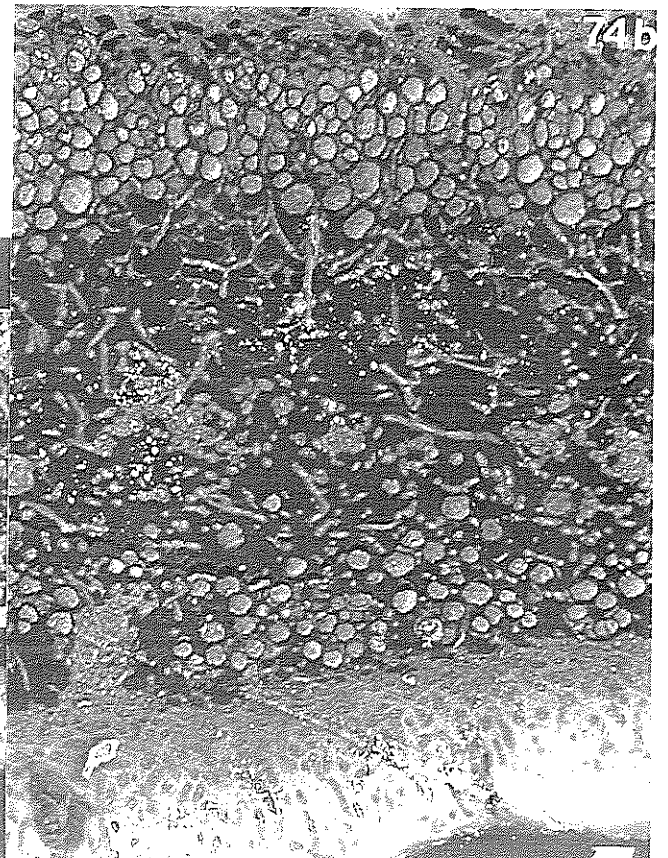
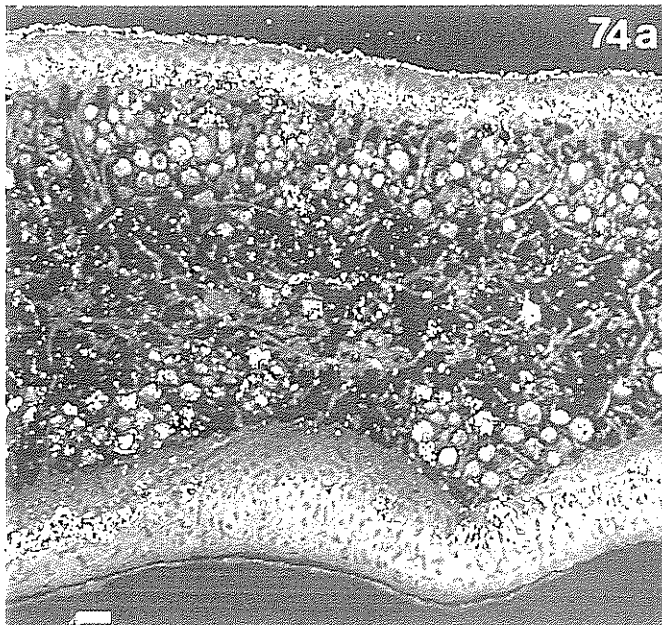
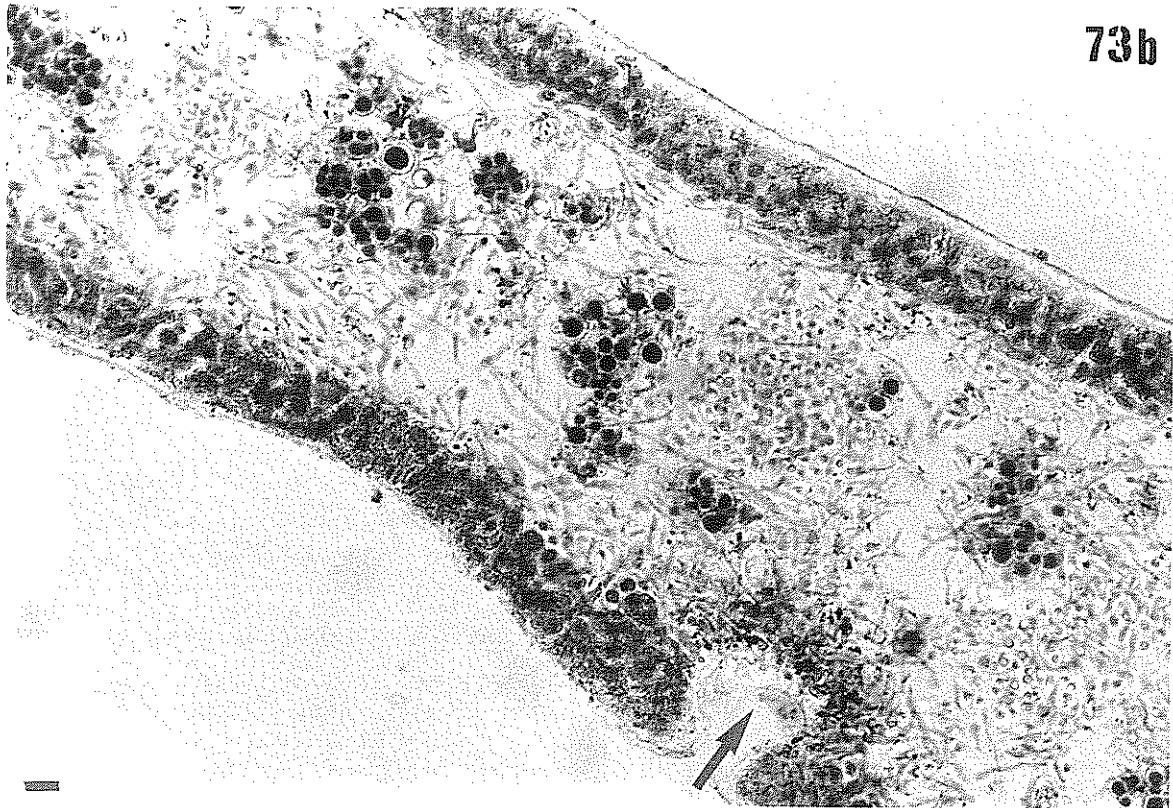


72

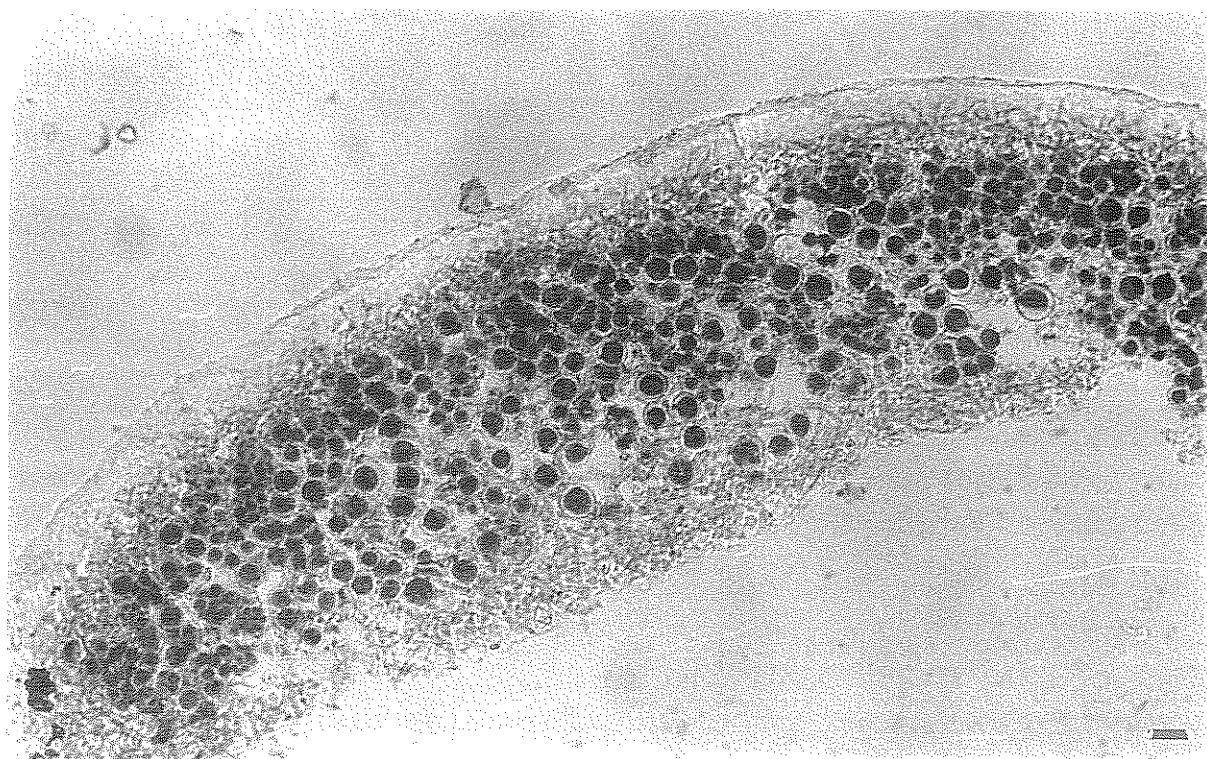
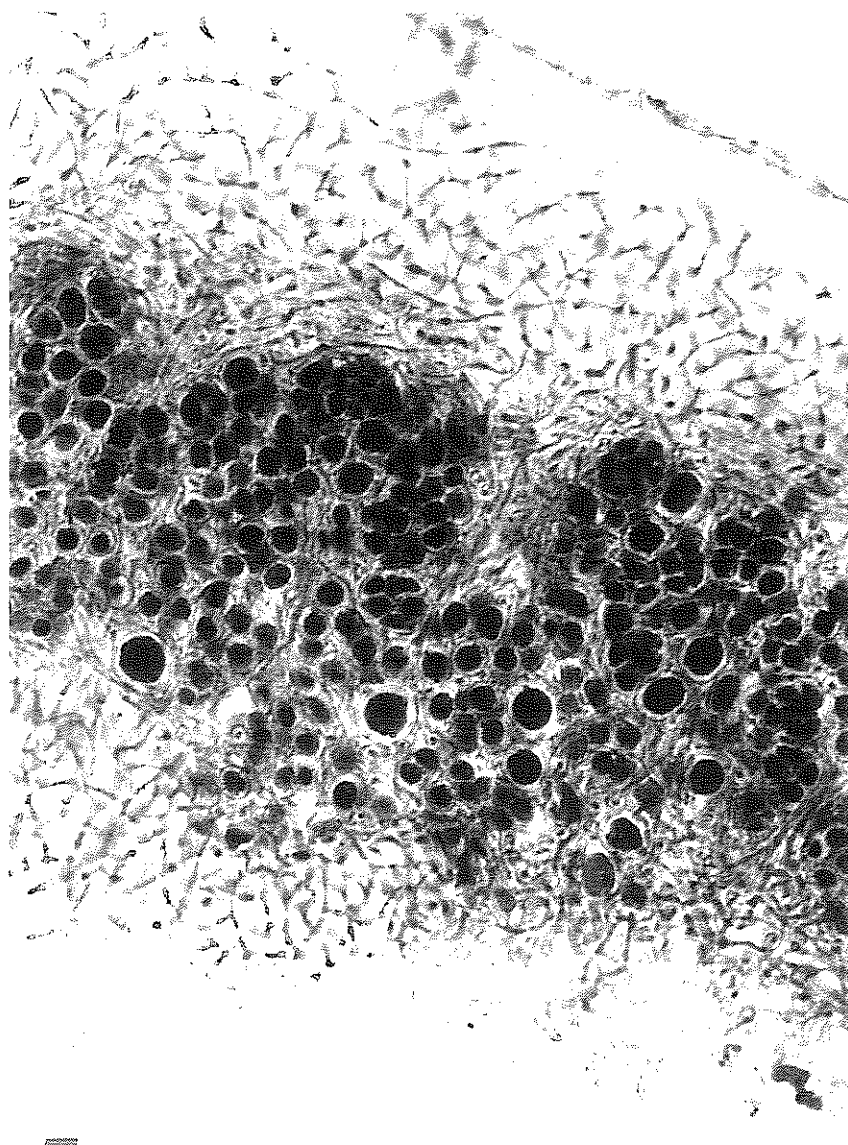


73a

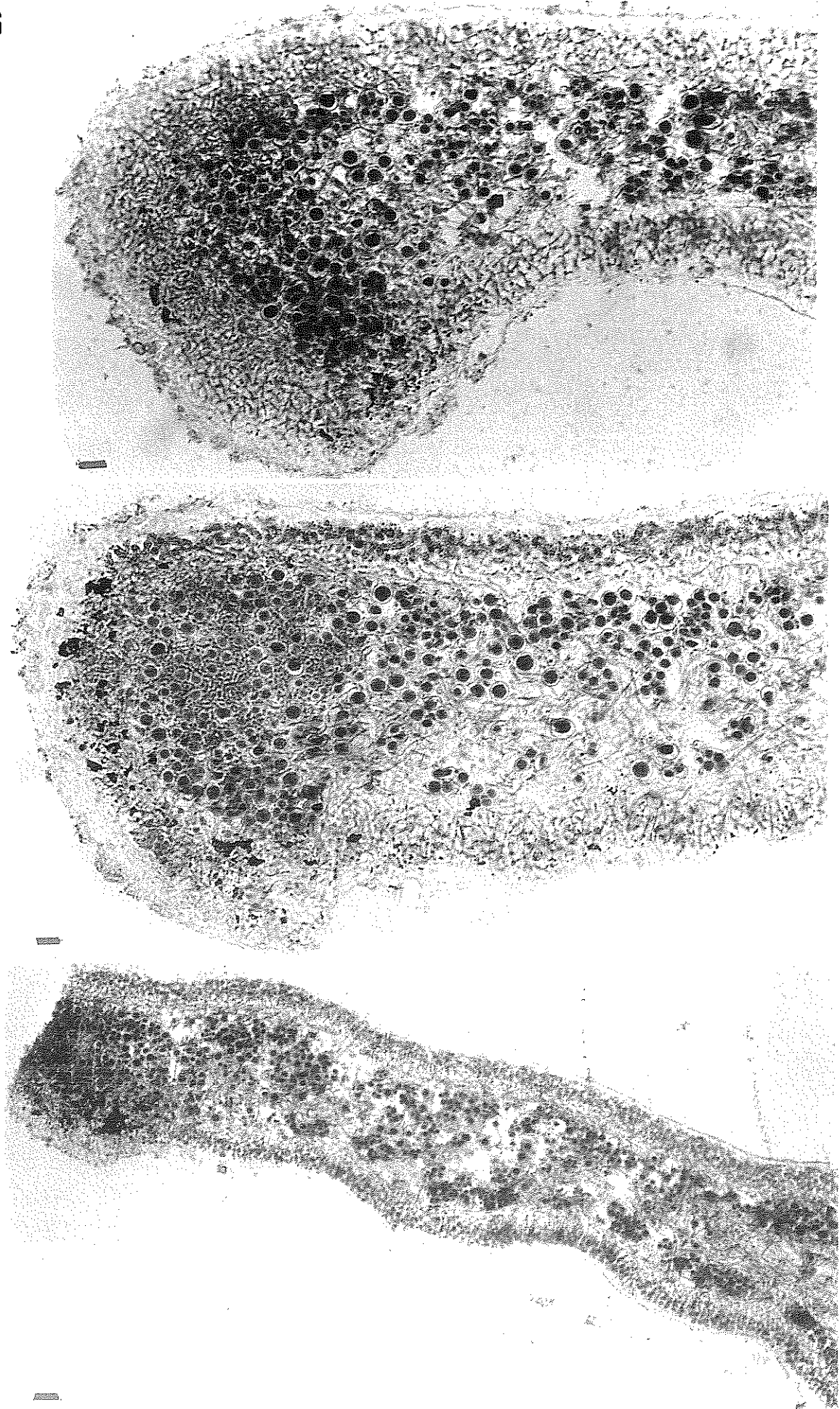




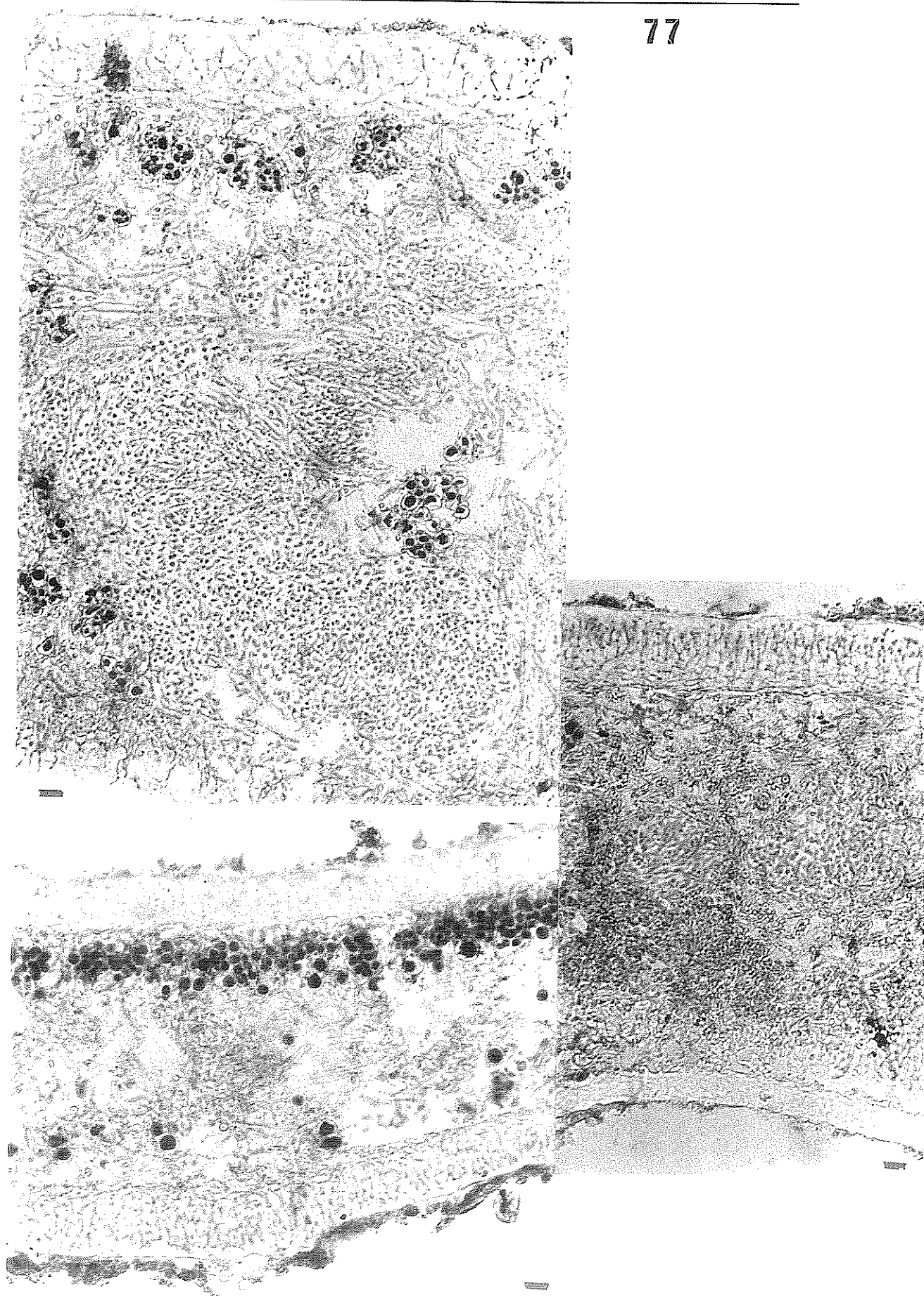
75



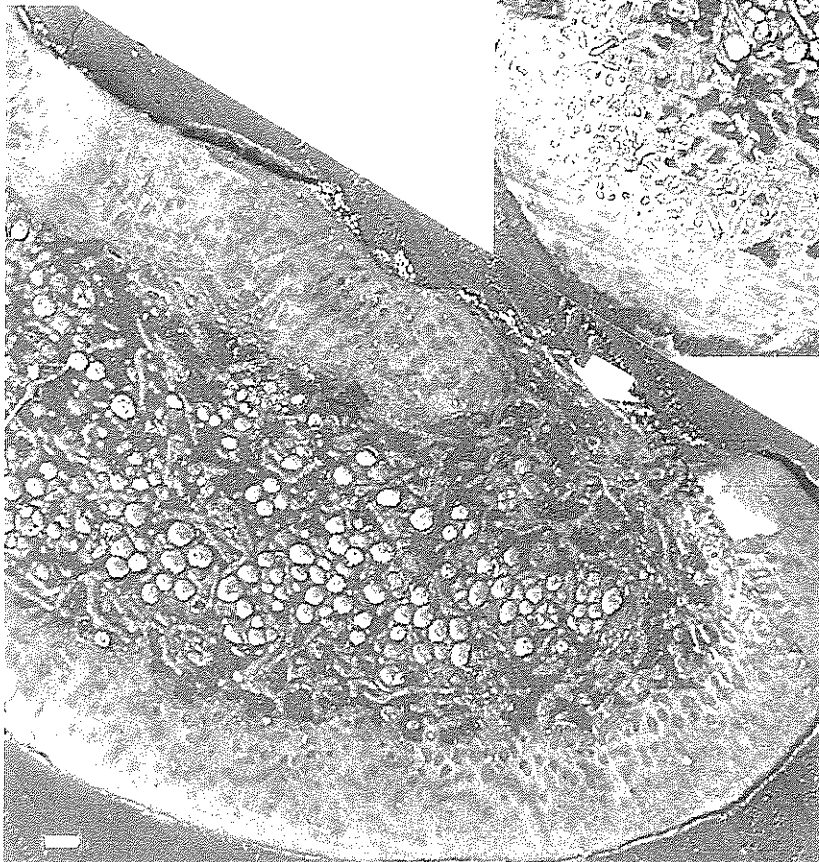
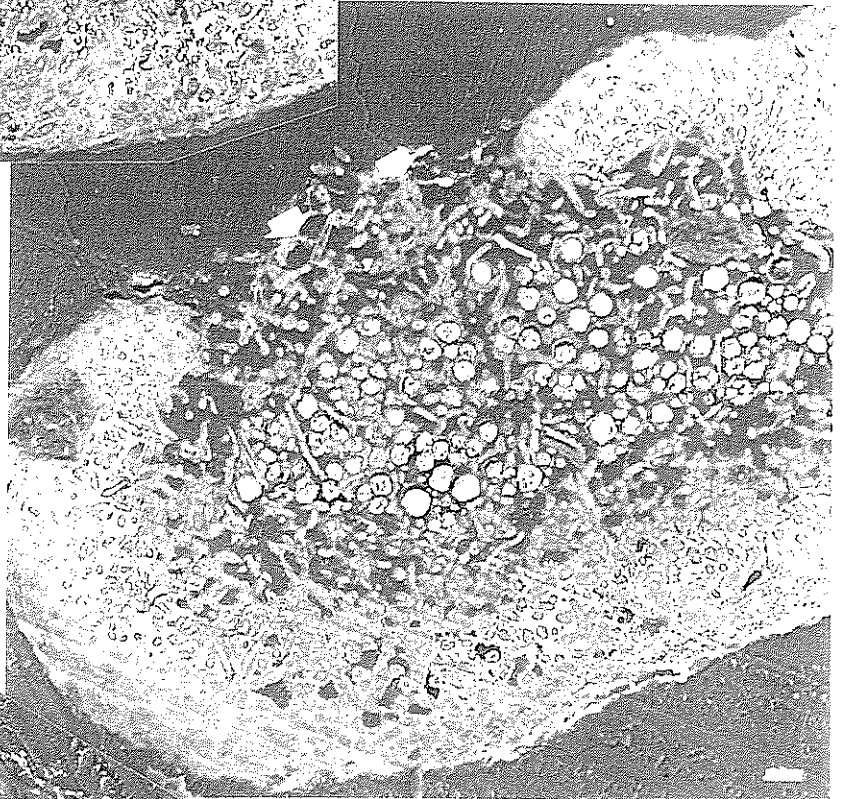
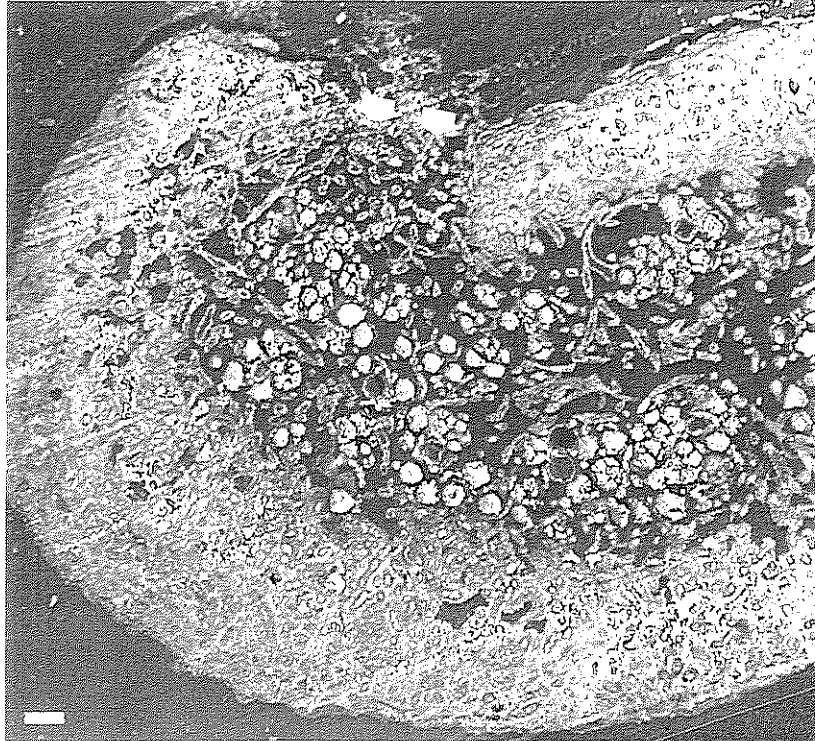
76



77



78



II.- *Teloschistes lacunosus*.

Como ya se explicó cuando se describió la morfología de las lacinias de este liquen, éstas son planas y con los bordes curvados hacia la cara inferior. Esto da lugar a secciones transversales con forma de media luna, como la que se muestra en la figura 81, que llegan a ser circulares en las zonas en que los bordes llegan a fusionarse entre sí (figuras 83a y 85f). En algunos casos uno de los bordes se recurva de tal forma que llega a fusionarse, no con el otro borde curvado, sino con la cara superior, de manera que las secciones adquieren la forma mostrada en las figuras 81b, 83b y 85a. Las secciones de las lacinias tienen contorno muy irregular, como se puede observar en las distintas figuras mostradas, oscilando su grosor entre 57.5 μm y 205 μm con un valor medio de 119.1 $\mu\text{m} \pm 29.9$.

En cuanto a la estructura de las secciones obtenidas a partir de las lacinias de *T. lacunosus* (figura 81 y 85), se observa la presencia de una capa cortical - que actúa como córtex superior - de contorno también muy irregular, sin límites bien definidos, ya que como se explicará a continuación muchas veces se prolonga incluso hasta entrar en la capa algal. Tiene un grosor medio de 48.8 $\mu\text{m} \pm 18.4$, siendo el valor máximo medido de 125 μm y el mínimo de 20 μm . Está formado por hifas más o menos isodiamétricas, con lúmenes bastante anchos, con paredes gelatinizadas, y aunque no aglutinadas de forma compacta, sí lo suficiente como para no poder distinguir unas hifas de otras. La orientación de las hifas es periclinal, es decir, de forma paralela a la superficie de la lacinia. De acuerdo con las características de ordenación de las hifas consideramos que esta capa es de tipo paraplectenquimática. La figura 82 muestra imágenes detalladas de la estructura de la capa cortical de este liquen.

Por encima de la capa cortical se encuentra una capa externa amorfa de color marrón parduzco. Es una capa muy irregular que en algunas zonas es incluso inconspicua mientras que en otras llegó a tener un grosor de 65 μm . El grosor medio de esta capa fue de 15.9 $\mu\text{m} \pm 12.3$. Detalle de esta capa en figura 82b.

Por encima de esta capa amorfa es muy característica la presencia de los pelos ya descritos cuando se explicó la morfología de este líquen. Están formados por haces de hifas que emergen directamente del córtex, formadas por células alargadas de lumen muy fino y paredes fuertemente gelatinizadas. Tienen ordenación anticlinal (perpendiculares a la superficie del talo), y poseen una estructura prosoplectenquimática. Los pelos presentan longitud variable llegando a ser bastante largos e incluso a veces se anastomosan unos con otros (figuras 79, 80, 81, 82b, 83, 85a, 85b, 85e y 85f).

El fotobionte, del género *Trebouxia*, se encuentra localizado en una única capa que en general se sitúa por debajo de la capa cortical (figura 85a). Es una capa bastante continua aunque en algunas zonas se encuentra interrumpida por la capa cortical que, como ya he indicado, tiene un contorno muy irregular y en algunas zonas penetra incluso hasta la capa algal. También, en ocasiones, la capa algal se encuentra formada por grupos de algas localizados unos por debajo de la capa cortical y otros inmersos en la propia capa cortical (figura 85d). Esta capa presentó un grosor medio de $54.8 \mu\text{m} \pm 16.8$, si bien en algunos casos llegó a presentar un grosor de $100 \mu\text{m}$ mientras que en otros no alcanzó más de $20 \mu\text{m}$. En las figuras 82 y 85 se muestra la capa algal con detalle.

Las algas de los líquenes generalmente se encuentran entremezcladas con hifas fúngicas de tipo aracnoidal, es decir hifas más o menos libres entre sí, con orientación variable, que en determinadas zonas contactan con las algas e incluso algunas llegan a rodearlas. Pero *T. lacunosus* es un líquen que se caracteriza por haber perdido casi en su totalidad la capa medular y en su totalidad el córtex inferior. Las algas, que se encuentran situadas por debajo de la capa cortical, en ocasiones sí están entremezcladas con hifas fúngicas de tipo aracnoidal y presentan por debajo de ellas una capa de grosor variable formada por este tipo de hifas que constituirían un resto de médula, en la que incluso a veces las escasas hifas que la forman se organizan formando un pseudotejido

de tipo escleroplectenquimático, (figuras 82 y 83d). Pero también en muchas zonas, las células algales, quedan totalmente expuestas al exterior y sin presentar ningún resto de médula por debajo de ellas (figuras 83a, 83c y 85f).

Estos restos medulares en las zonas en las que han aparecido han tenido un grosor medio de $14.6 \mu\text{m} \pm 21.5$.

Como se puede observar en las distintas figuras mostradas la capa algal no suele aparecer en las zonas en que los bordes se curvan, sino que éstas zonas están constituidas en general sólo por la masa de tejido paraplectenquimático.

Las variaciones estructurales existentes entre la zona apical, media y basal de los talos de *T. lacunosus* se manifiestan fundamentalmente a nivel del fotobionte. Observando las figuras 79, 80, 81, 83 y 84 que muestran la estructura de las lacinias desde la zona más apical hasta la base, es posible detectar que en la zona apical de la lacinia la capa algal es más gruesa y continua de lo que luego es en las zonas media y basal. De hecho en la base de las lacinias (figura 84) la capa algal es muy fina y discontinua.

Además, en las zonas más apicales de las lacinias (las ramificaciones terminales en forma de deditos, figura 79), la estructura es muy distinta. Se observa una estructura circular compacta cuyo centro está ocupado por algas entremezcladas con hifas en división que se encuentran rodeadas en su totalidad por hifas fúngicas que todavía no están completamente organizadas formando el pseudotejido paraplectenquimático característico del córtex. A medida que se desciende hacia la base (figura 80), empiezan a separarse los bordes y se empieza a abrir la estructura hasta que se observa la sección con forma de media luna (figura 81) y la estructura descrita. Se puede ver también que en el momento en que la estructura comienza a abrirse (figura 80) aparecen gran cantidad de restos medulares bajo las algas que, un poco antes de la zona media del talo (figura 81), ya han desaparecido de muchas zonas.

Figura 79. (Página 362). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas a nivel del ápice de las lacinias de *T. lacunosus*. Escala = 18 μm .

Figura 80. (Página 363). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas justo debajo del ápice de las lacinias de *T. lacunosus*. Escala = 10 μm en las fotos superior e inferior, y 18 μm en la foto central.

Figura 81. (Página 364). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas en la zona comprendida entre el final de la parte apical y el comienzo de la zona media de las lacinias de *T. lacunosus*. ep: epicórtex; c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal. La flecha de la foto b señala un pelo. Escala: a = 18 μm ; b = 25 μm .

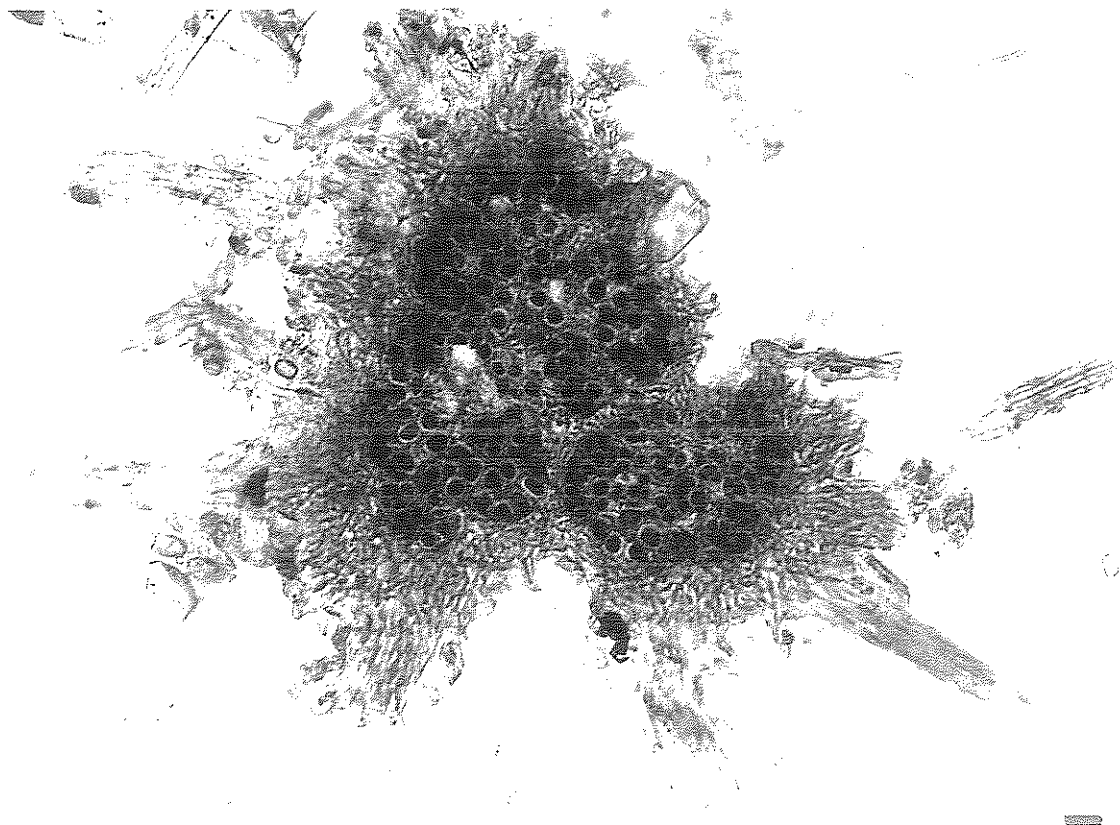
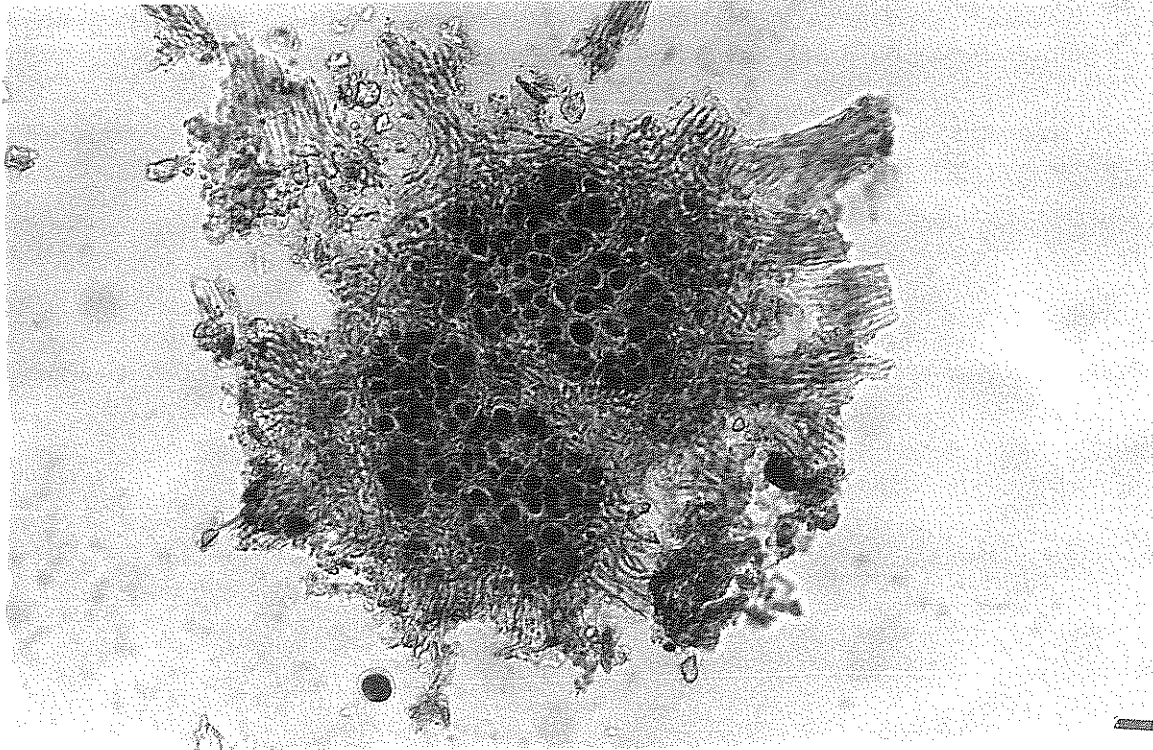
Figura 82. (Página 364). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas en la zona comprendida entre el final de la parte apical y el comienzo de la zona media de las lacinias de *T. lacunosus*. (a) Detalle de la estructura de capa cortical mostrándose su contorno irregular. Escasos restos medulares por debajo de las algas (flecha). (b) Detalle del epicórtex (flecha) y pelos así como de la capa cortical y algal. Cantidad media de restos medulares por debajo de las algas. (c) Destacable la gran cantidad de restos medulares que aparecen por debajo de las algas. Escala = 10 μm

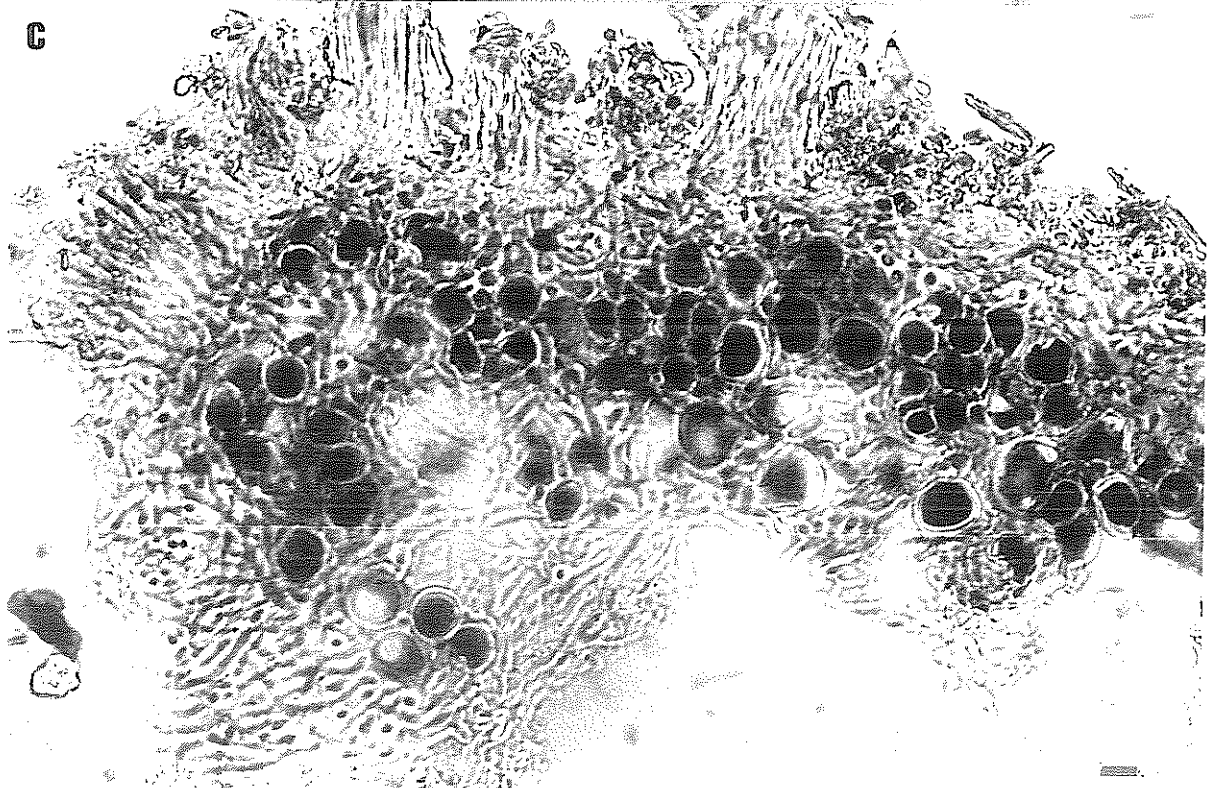
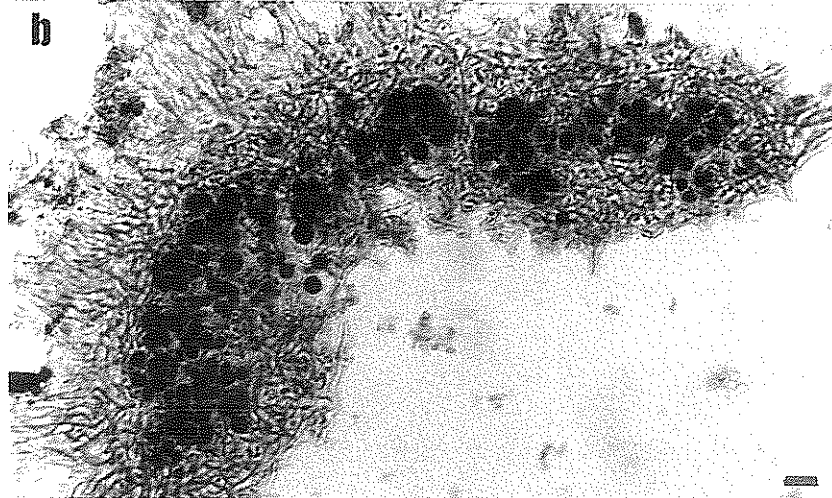
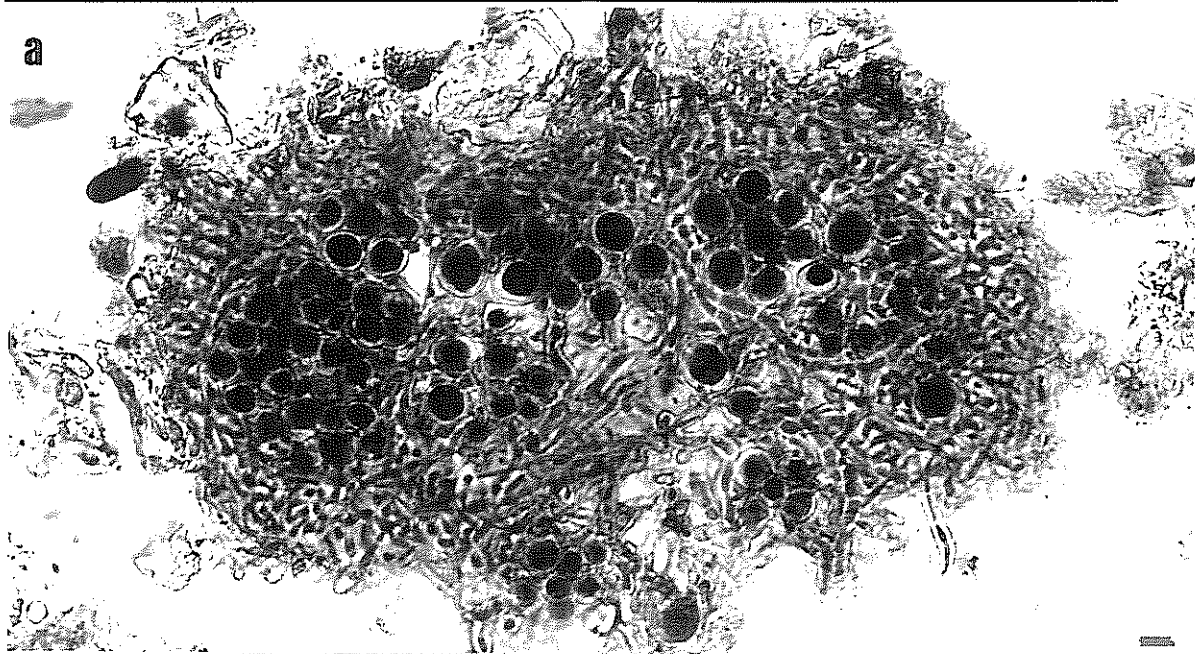
Figura 83. (Página 365). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas a nivel de la zona media cercana a la base de las lacinias de *T. lacunosus*. Es destacable la disminución del componente algal así como la menor cantidad de restos medulares. (a) sección circular por fusión de los bordes involutos. (b) fusión de uno de los bordes involutos con la cara superior. (c) Detalle de la estructura con muy pocos restos medulares bajo las algas (la flecha señala un grupo de algas expuestas al exterior). (d) Detalle de la estructura con restos medulares bajo las algas (la flecha señala los restos medulares). Escala: a y b = 30 μm ; c y d = 18 μm .

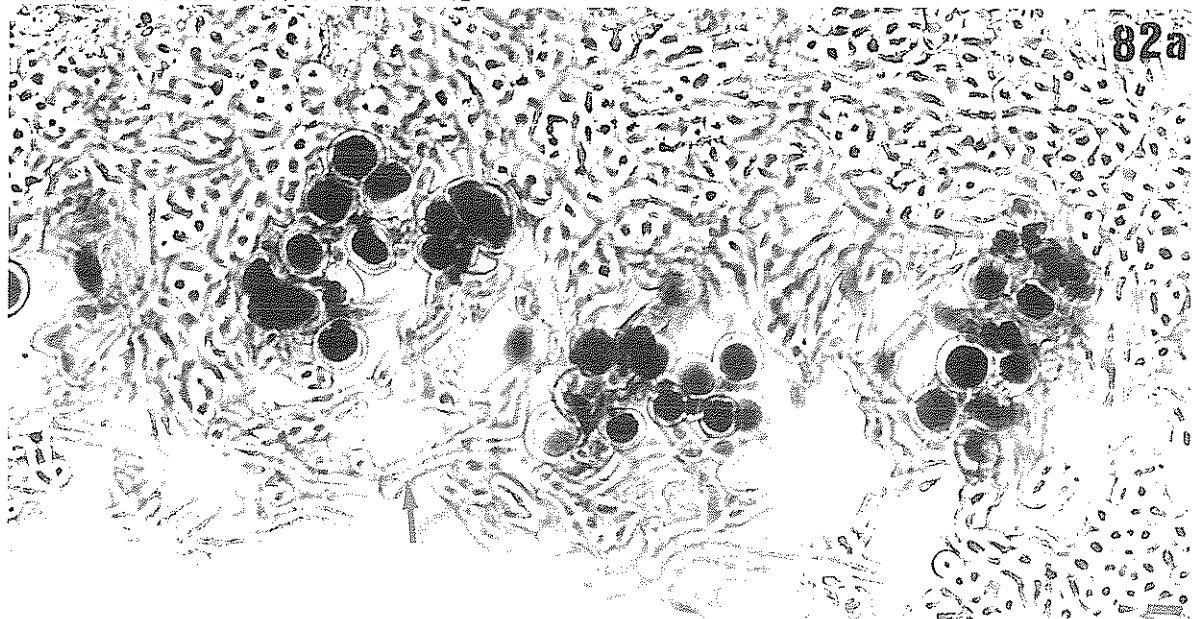
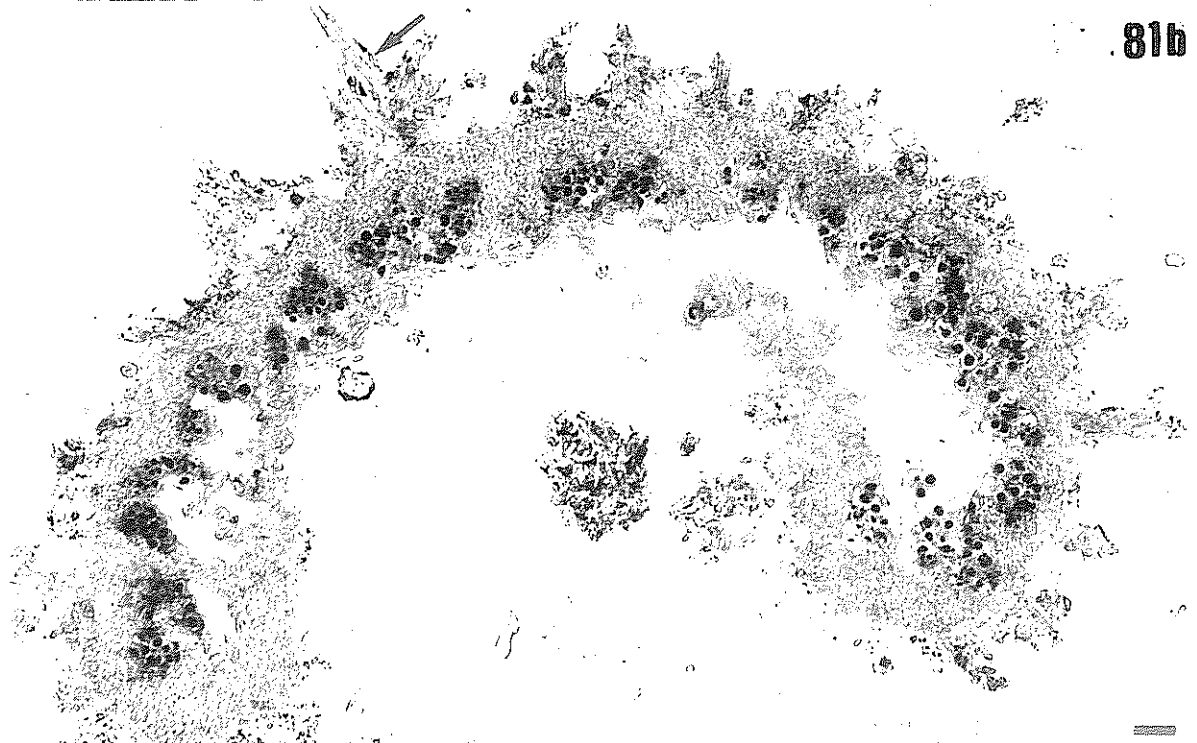
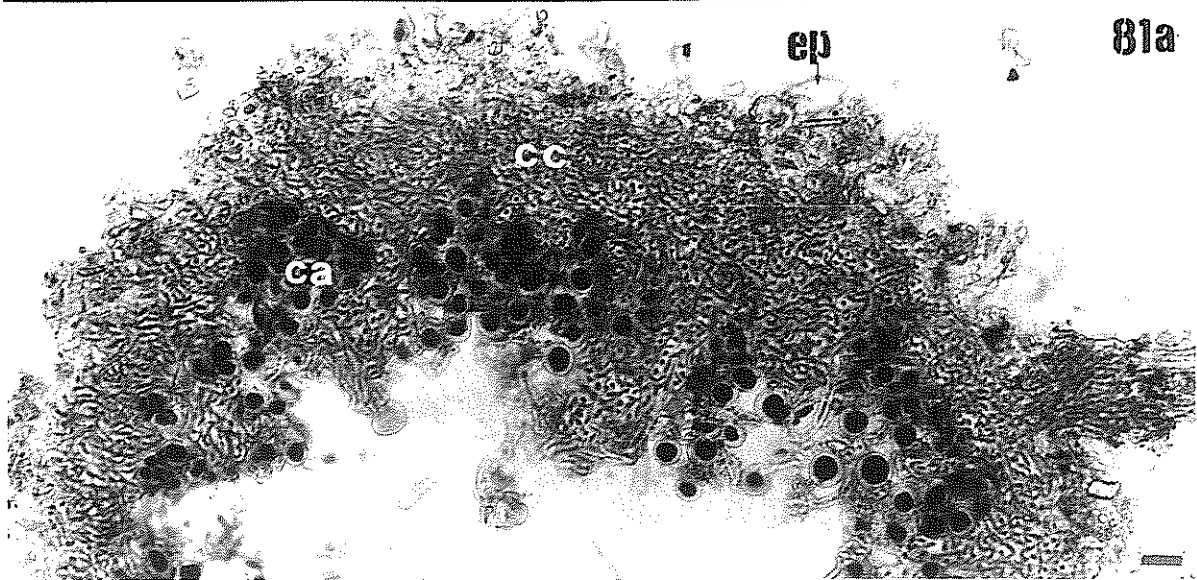
Figura 84. (Página 366). Secciones transversales de 15 μm de grosor realizadas a nivel de la zona basal de las lacinias de *T. lacunosus*. Se muestra la estructura general en esta zona. Escala = 30 μm .

Figura 85. (Páginas 367 y 368). Secciones transversales realizadas sobre muestras de *T. lacunosus* incluidas en resina Spurr y observadas mediante SEM-BSE. (a) Estructura general del talo. Presencia de pelos anastomosados (flecha). En algunas zonas algas embebidas en capa cortical, mientras que en otras quedan expuestas al exterior o presentan algún resto medular por debajo de ellas. (b) Detalle de la foto anterior. (c) Detalle de la estructura. Capa cortical, algal y restos medulares. (d) algas embebidas en capa cortical. Restos medulares por debajo de la capa cortical. (e) Estructura general del talo. Pelos anastomosados. (f) Estructura general de una zona con sección cilíndrica por fusión de los bordes involutos. Pelo de gran longitud. Escala: a = 50 μm ; b = 20 μm ; c y d = 10 μm ; e = 20 μm ; f = 30 μm .

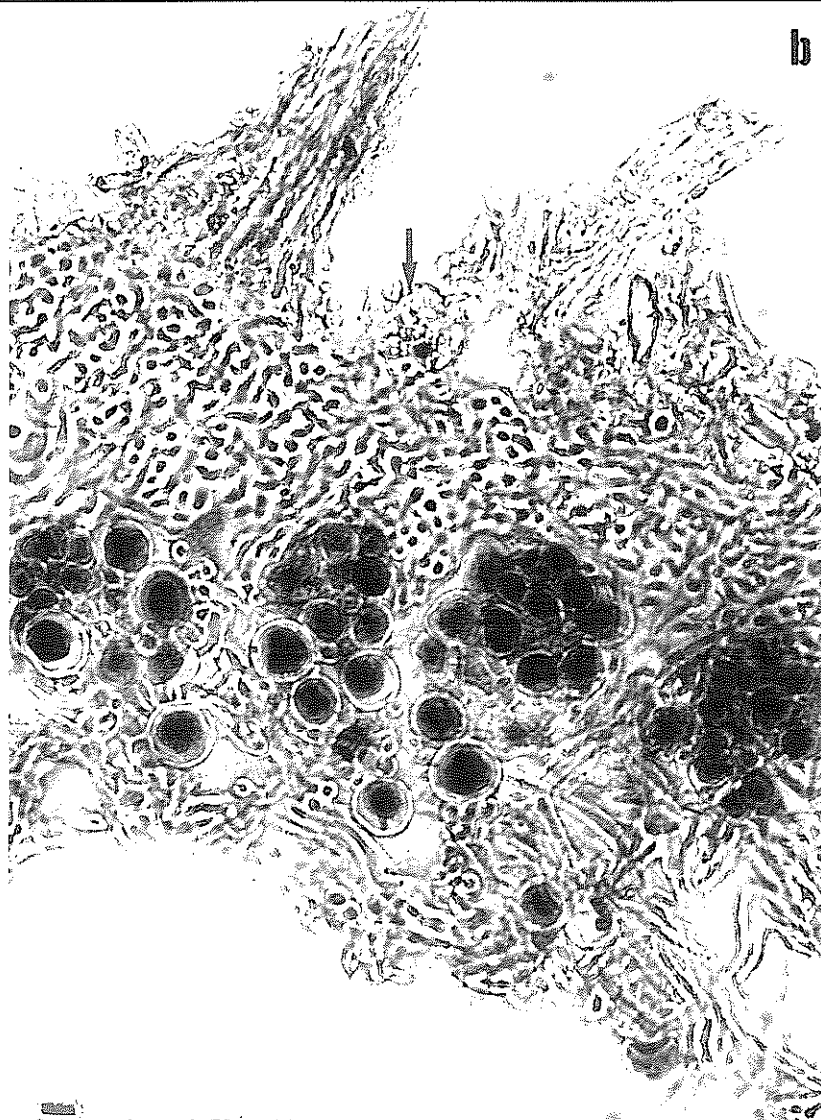
79



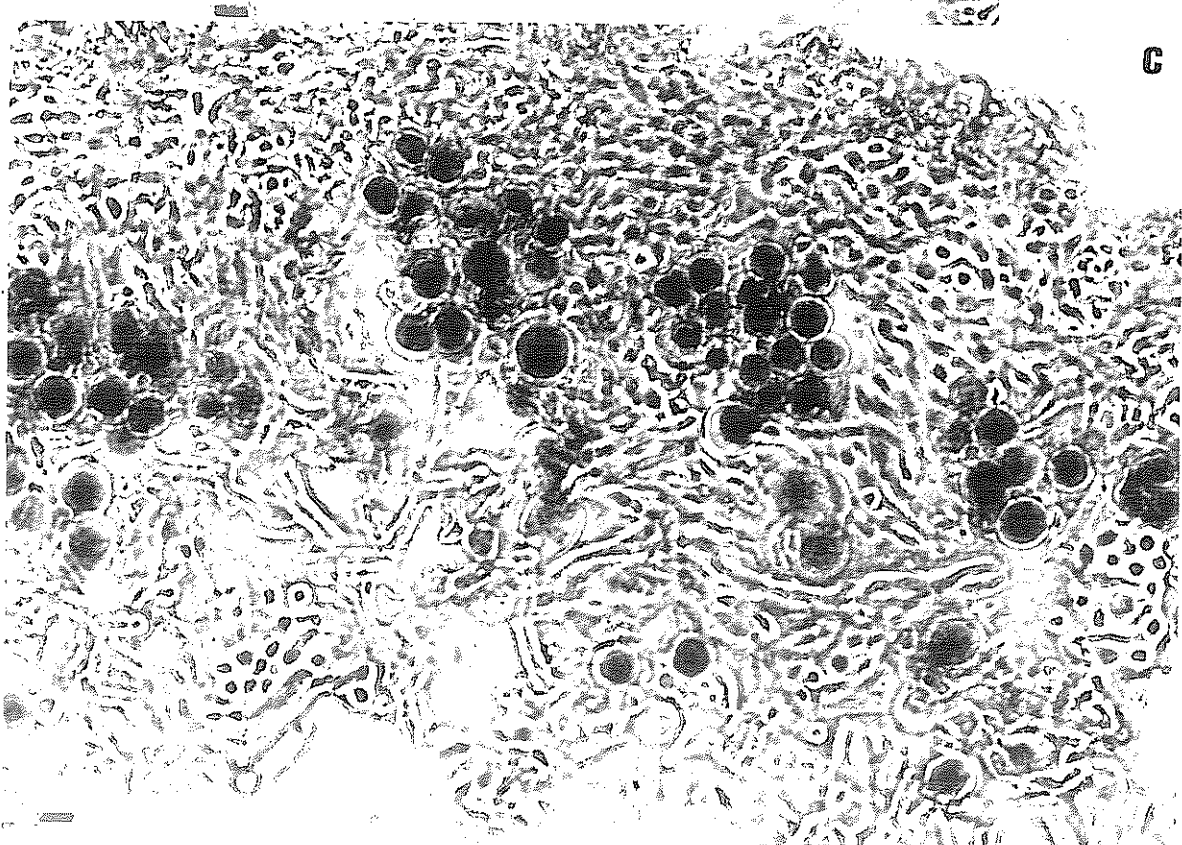




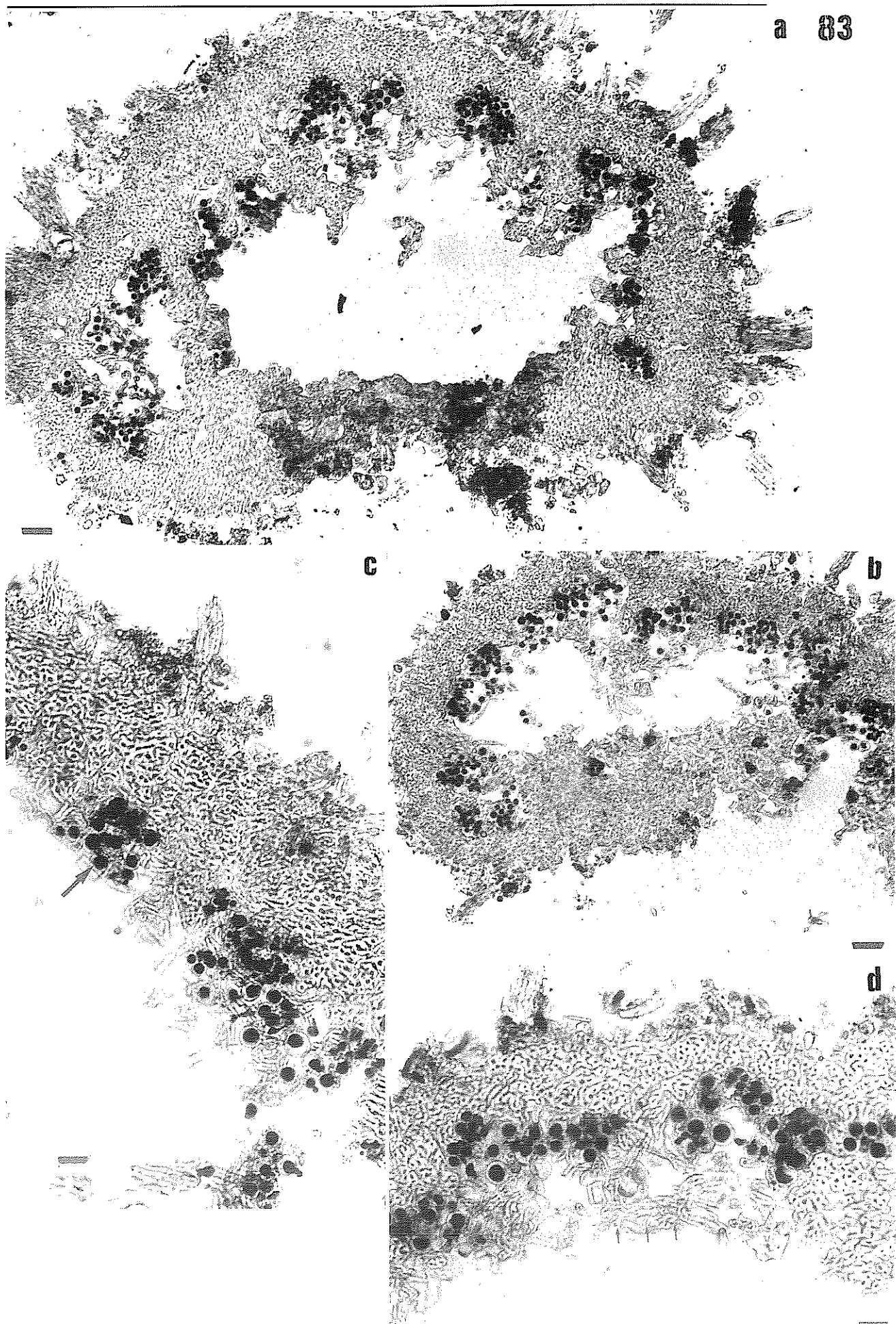
82

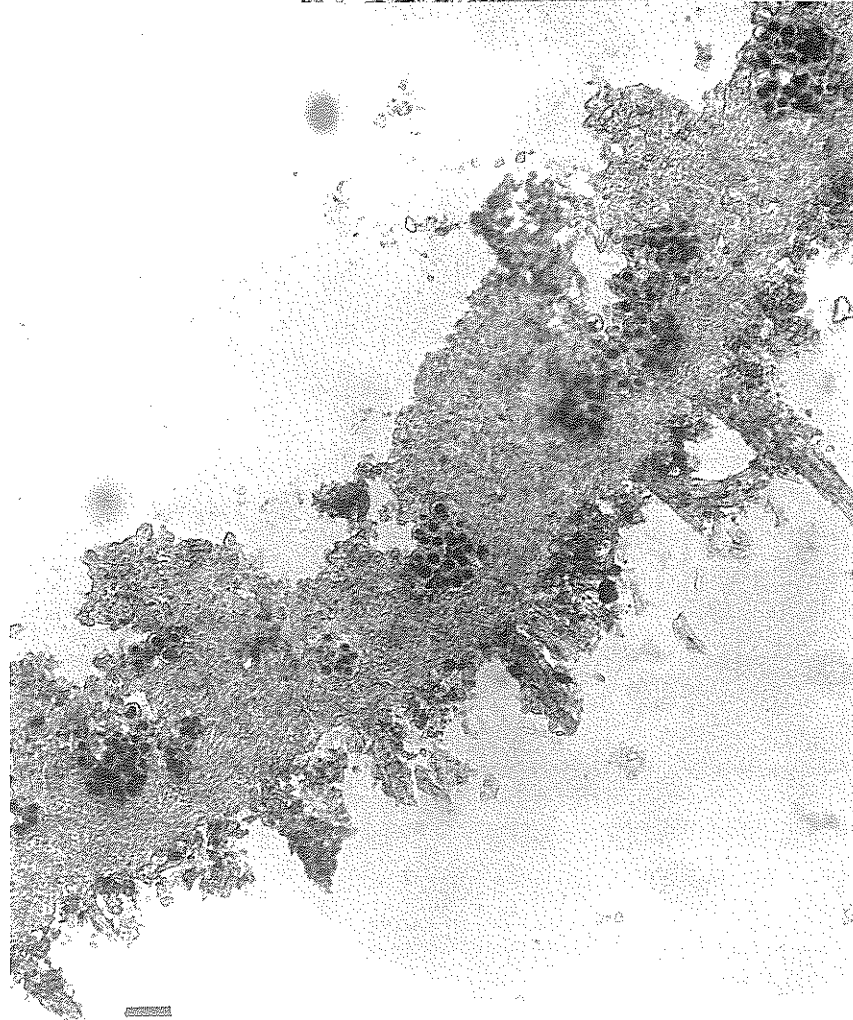
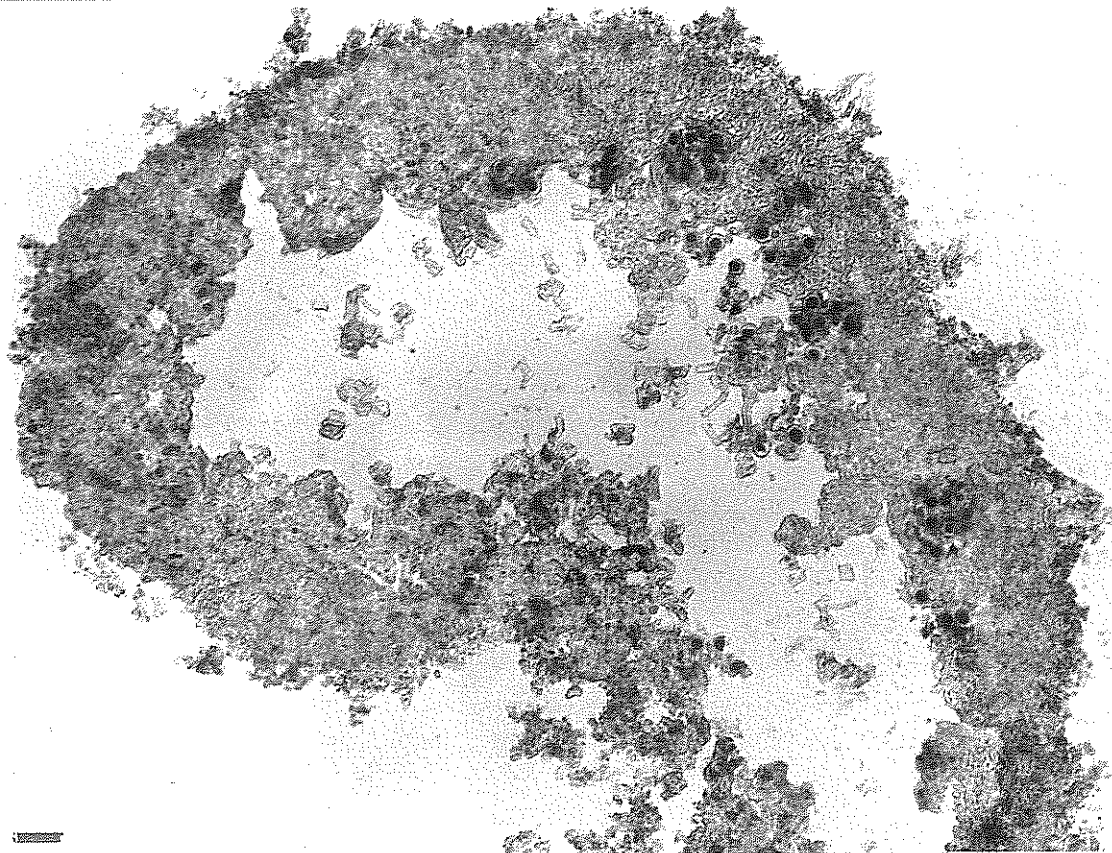


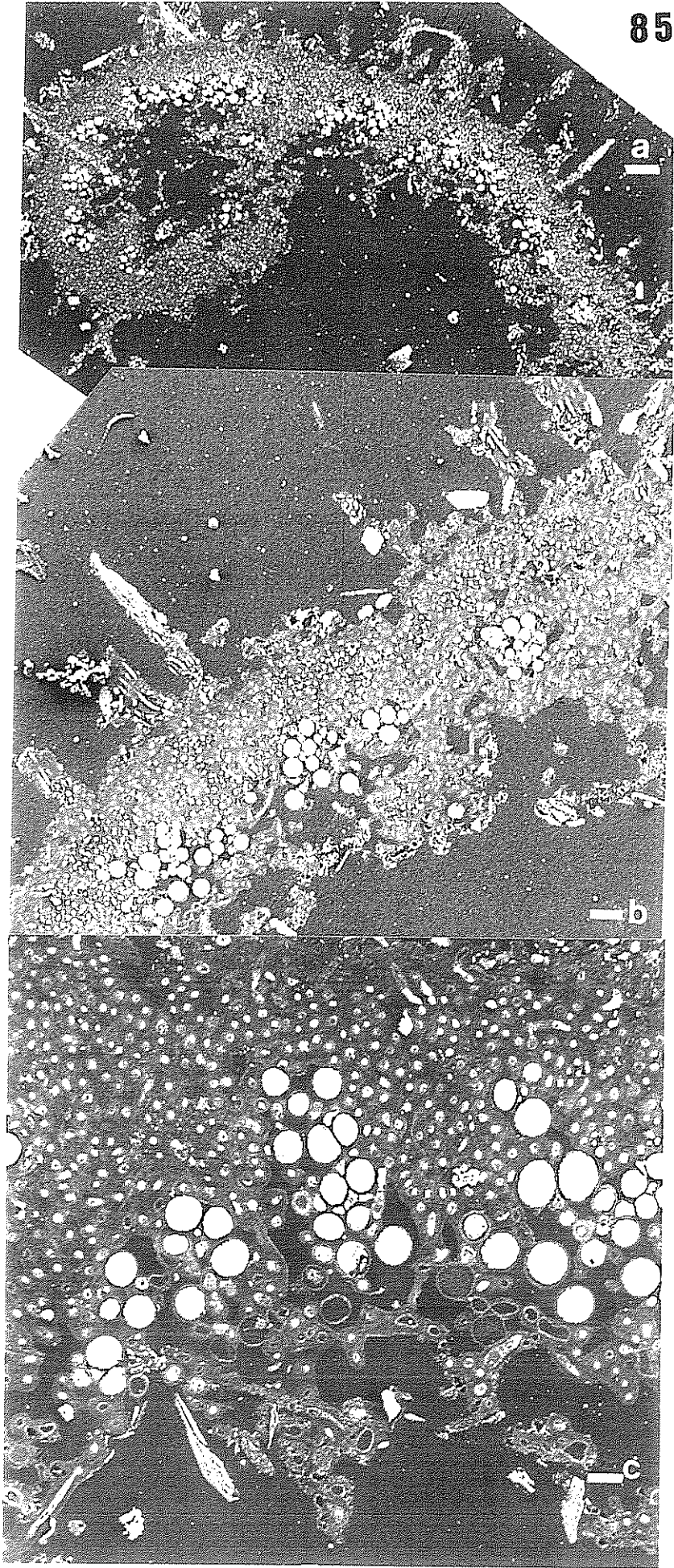
b



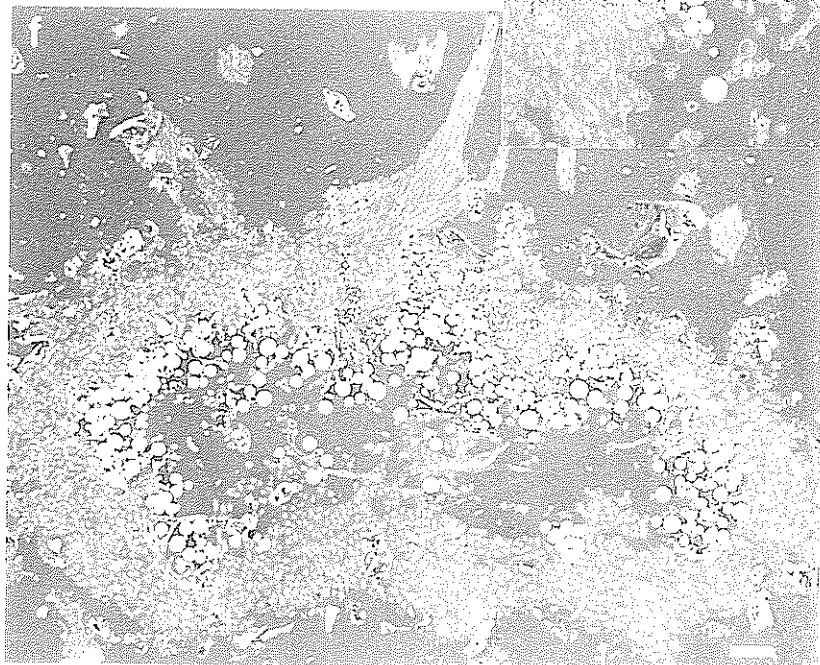
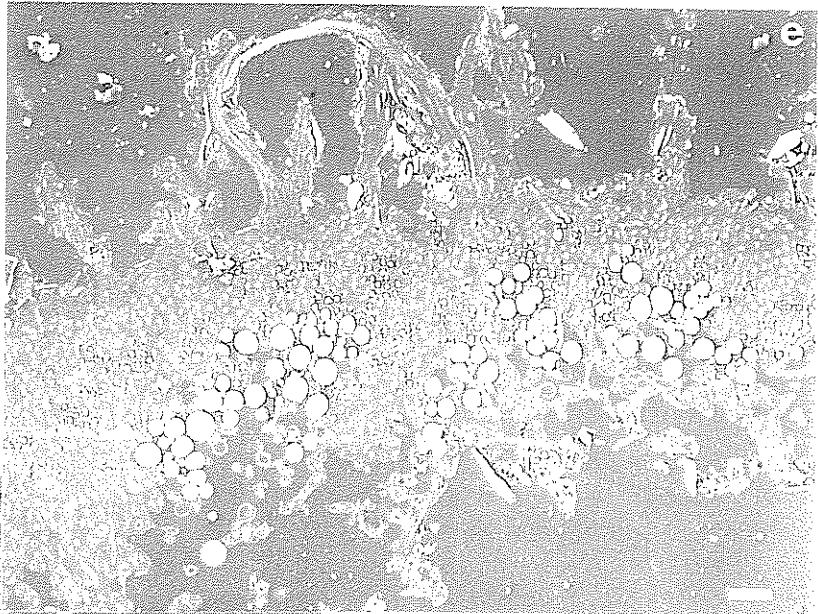
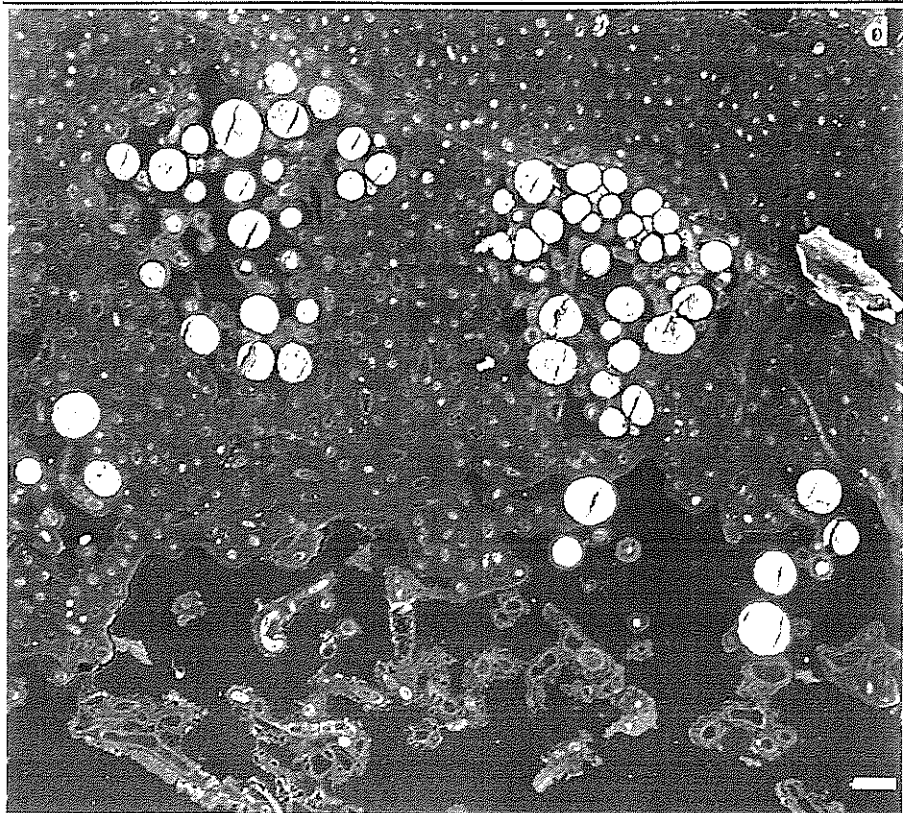
c







85



Por tanto, los estudios anatómicos realizados con Microscopio óptico - a partir de cortes semifinos obtenidos con criostato - y con Microscopio Electrónico de Barrido con electrones retrodispersados, han mostrado que los talos de *R. bourgeana* y los de *T. lacunosus* presentan importantes diferencias estructurales:

Ambos son talos heterómeros con la diferencia de que *R. bourgeana* presenta simetría radial, mientras que *T. lacunosus* ha perdido el córtex inferior y prácticamente la médula por lo que presenta simetría dorsiventral.

Se ha observado la presencia de unos pelos muy característicos en la superficie de *T. lacunosus* que no aparecen en la de *R. bourgeana*. Sin embargo *R. bourgeana* presenta pseudocifelas que no se han encontrado en *T. lacunosus*.

Ambos han presentado una capa epicortical que en el caso de *R. bourgeana* ha rodeado al talo por completo, mientras que en *T. lacunosus* sólo se ha presentado en la cara superior. Si se comparan los grosores de las capas epicorticales superiores de ambos líquenes se determina que no hay diferencia significativa entre ellas. Es decir, aunque son capas muy irregulares, de media son similares en las dos especies.

A nivel de la capa cortical la ordenación de las hifas ha resultado ser muy diferente originando pseudotejidos de distinto tipo (paraplectenquimático en *T. lacunosus* y escleroplectenquimático en *R. bourgeana*). Además la capa cortical de *R. bourgeana* es más compacta que la de *T. lacunosus*. La capa cortical de *T. lacunosus* ha presentado mayor grosor que cada una de las capas corticales de *R. bourgeana*.

En *R. bourgeana* la capa cortical rodea al talo por completo mientras que en *T. lacunosus* sólo se puede hablar de la existencia de un córtex superior.

En *R. bourgeana* aparece una doble capa algal mientras que en *T. lacunosus* el fotobionete se encuentra distribuido en una única capa. La capa algal de *T. lacunosus* ha

resultado ser más gruesa que cada una de las encontradas en las secciones de *R. bourgeana*, si bien en el apartado de cuantificación se determinará si los talos de ambas especies difieren en el porcentaje de volumen del talo ocupado por las algas.

Otra diferencia muy importante se encuentra en la capa medular. *R. bourgeana* presenta una médula laxa, bien desarrollada, formada por hifas orientadas en distintas direcciones. En cambio, *T. lacunosus* sólo presenta restos medulares en algunas zonas mientras que en otras ésta ha desaparecido por completo. Además en la médula de *R. bourgeana* se encontraron cordones de pseudotejido condroide que tampoco aparecen en *T. lacunosus*.

La sección del talo presentó mayor grosor en *R. bourgeana*.

La tabla 23 muestra un resumen comparativo de los valores medios de los grosores medidos para cada capa integrante de la estructura de cada una de las especies estudiadas.

Tabla 23: Grosores medios de las distintas capas que forman la estructura de cada una de las especies estudiadas. Los valores vienen indicados en μm , junto a la media se indica la desviación estándar.

Capas	<i>R. bourgeana</i>	<i>T. lacunosus</i>
Epicórtex superior	12.2 ± 5.7	15.9 ± 12.3
Córtex superior	37.2 ± 11.8	48.8 ± 18.4
Capa algal superior	34.4 ± 9.4	54.8 ± 16.8
Médula	251.3 ± 134.2	14.6 ± 21.5
Capa algal inferior	24.8 ± 12.7	
Córtex inferior	41.7 ± 11.5	
Epicórtex inferior	7.9 ± 3.2	
Sección del talo	363.4 ± 153.9	119.1 ± 29.9

DISTRIBUCIÓN RELATIVA DE LOS SIMBIONTES EN EL TALO.

En la tabla 24 se muestra el porcentaje de volumen (Vv) medio del talo ocupado por las células de cada capa.

Tabla 24: Porcentaje de volumen del talo ocupado por las células de cada capa. Cada valor representa la media de las distintas secciones utilizadas. Junto a la media se representa la desviación estándar.

Especie/Zona del talo	Apical	Media	Basal
<i>R. bourgeana</i>	Vv _{fotobionte,talo} 18.8 % ± 2.1	Vv _{cortex,talo} 32.9 % ± 11.1 Vv _{cortexsup,talo} 13.8 % ± 4.6 Vv _{cortexinf,talo} 19.2 % ± 2.9 Vv _{médula,talo} 67.1 % ± 11.1 Vv _{fotobionte,talo} 13.9 % ± 3.3 Vv _{hongo arac,talo} 18.9 % ± 6.0 Vv _{condroid,talo} 13.1 % ± 8.5 Vv _{aire,talo} 20.5 % ± 9.1 Vv _{micobionte,talo} 65.0 % ± 10.9	Vv _{fotobionte,talo} 1.6 % ± 2.1
<i>T. lacunosus</i>	Vv _{fotobionte,talo} 20.7 % ± 2.9	Vv _{cortex,talo} 80.8 % ± 4.5 Vv _{hongo arac,talo} 7.8 % ± 3.3 Vv _{fotobionte,talo} 11.4 % ± 1.7 Vv _{micobionte,talo} 88.6 % ± 1.7	Vv _{fotobionte,talo} 5.6 % ± 1.6

Inicialmente se puede observar, como ya se había indicado en el apartado anterior, que en ambas especies el porcentaje de talo ocupado por el fotobionte disminuye desde la zona apical hacia la zona basal. Además, a nivel de las zonas apical y media, el porcentaje de volumen del talo ocupado por el fotobionte no ha presentado diferencia significativa entre las dos especies estudiadas. Es decir, aunque *R. bourgeana* presenta el fotobionte distribuido en dos capas mientras que en *T. lacunosus* aparece localizado en una sola, el porcentaje de talo ocupado por las algas es similar en las dos especies. Sin embargo, a nivel de la zona basal el porcentaje de volumen del talo ocupado por el fotobionte ha sido más bajo en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*. Por tanto en la zona basal del talo hay una mayor pérdida de fotobionte en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*.

Como ya se ha indicado en el estudio del diseño estructural de los talos, *T. lacunosus* es un liquen que se encuentra formado principalmente por una capa cortical paraplectenquímica que actúa como córtex superior, no existiendo capa cortical inferior, y sólo un resto medular en algunas zonas. Sin embargo *R. bourgeana* es un liquen con capa cortical en ambas caras, y una capa medular bien desarrollada. Estas diferencias estructurales han quedado reflejadas en la cuantificación llevada a cabo a nivel de la zona media de los talos para determinar el porcentaje de volumen del talo ocupado por las células de cada capa. Así, se observa que en el caso de *T. lacunosus*, un 80 % del talo (valor medio) se encuentra ocupado por la capa cortical, mientras que en *R. bourgeana* sólo un 33 % del talo se encuentra ocupado por las capas corticales. Además se ha observado, corroborando el mayor espesor indicado para la capa cortical inferior de *R. bourgeana*, que el porcentaje de volumen del talo ocupado por el córtex inferior ha sido de un 19 % mientras que el ocupado por el córtex superior sólo fue de un 14 %.

En *T. lacunosus* los restos de médula que se observan en algunas zonas por debajo de las algas, y que están formados por hifas orientadas en distintas direcciones y unidas entre sí de forma laxa (hifas medulares aracnoidales), constituyeron un 8 % del volumen del talo, mientras que en *R. bourgeana* las hifas medulares aracnoidales constituyeron un 19 % del volumen del talo.

La médula de *R. bourgeana*, además de por hifas aracnoidales, está formada por cordones de pseudot Tejido condroide que a nivel de la zona media de los talos constituyeron un 13 % del volumen del talo, y por huecos de aire que quedan entre las hifas aracnoidales y los cordones condroidales, que han supuesto un 20 % del volumen del talo. Estos valores indicados para los distintos componentes de la médula pueden variar en función de la zona del talo que se considere. Estas medidas se han realizado a nivel de zona media, pero si se hubieran hecho a nivel de zona basal aumentaría el porcentaje de volumen del talo ocupado por el pseudot Tejido de tipo condroide, y

descendería el porcentaje de volumen del talo ocupado por huecos de aire e hifas aracnoidales.

Debido a las diferencias estructurales existentes entre las dos especies, *T. lacunosus* presenta un mayor porcentaje de talo ocupado por el micobionte.

DETERMINACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS EN EL TALO DE CADA UNA DE LAS ESPECIES.

La tabla 25 muestra el contenido en clorofila, densidad de los talos, porcentaje de volumen del talo ocupado por las algas y contenido en clorofila de las células algales de cada una de las especies estudiadas.

El contenido en clorofilas de los talos y el porcentaje de volumen del talo ocupado por las algas no presentó diferencia significativa entre las dos especies estudiadas. Sin embargo los talos de *T. lacunosus* resultaron tener mayor densidad que los de *R. bourgeana*. Como consecuencia el contenido en clorofila de las células algales fue más elevado en *T. lacunosus* que en *R. bourgeana*.

Tabla 25: Contenido en clorofilas (Clorofila a+b del talo), densidad de los talos, porcentaje de volumen del talo ocupado por las algas ($V_{\text{alga,talo}}$) y contenido en clorofila de las células algales en *T. lacunosus* y *R. bourgeana*. Junto a la media se muestra la desviación estándar.

Parámetros/Especie	<i>T. lacunosus</i>	<i>R. bourgeana</i>
Clorofila a+b del talo (mg de chl/g talo)	1.07 ± 0.26	1.18 ± 0.18
$V_{\text{alga,talo}}$ (%)	10.90 ± 6.11	11.65 ± 7.88
Densidad de los talos (mg/mm ³)	1.95 ± 0.17	1.49 ± 0.41
Contenido en clorofila de las células algales (μg clorofila/mm ³ célula algal)	19.11 ± 0.71	15.06 ± 0.94

RELACIONES HÍDRICAS.

CONTENIDO HÍDRICO MÁXIMO DE LOS TALOS.

La figura 86 muestra el contenido hídrico máximo, (expresado en porcentaje de peso húmedo sobre peso seco estándar), que ha presentado cada uno de los talos de cada especie estudiada. Se indica también el valor medio de contenido hídrico máximo para cada especie.

La figura 86a muestra que los contenidos hídricos máximos de cada uno de los talos de las dos especies estudiadas son muy parecidos entre sí, encontrándose entre un 296.04 % p.s. y un 337.17 % p.s. en *R. bourgeana*, y entre un 305.23 % p.s. y un 325.99 % p.s. en *T. lacunosus*. Tras hacer la media entre los valores medidos en los cinco talos de cada especie (figura 86b) se observa que *R. bourgeana* presenta un contenido hídrico medio máximo de un 322.26 % p.s. \pm 16.99 y *T. lacunosus* de 315.77 % p.s. \pm 7.61. Tras aplicar el método estadístico se determina que no hay diferencia significativa entre los contenidos hídricos máximos de los talos de ambas especies. Es decir, ambas especies tienen una capacidad similar de acumulación de agua.

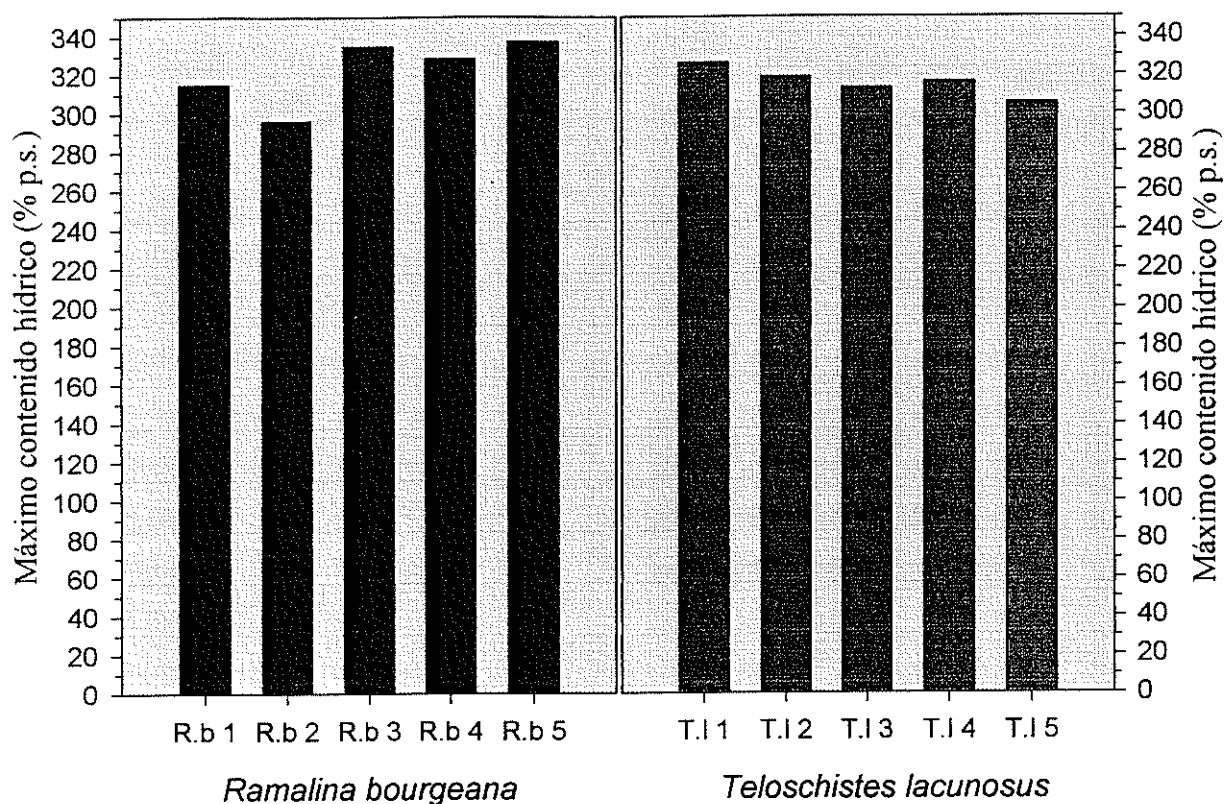


Figura 86a. Contenido hídrico máximo expresado en porcentaje de peso húmedo sobre peso seco estándar que ha presentado cada uno de los talos de cada especie estudiada.

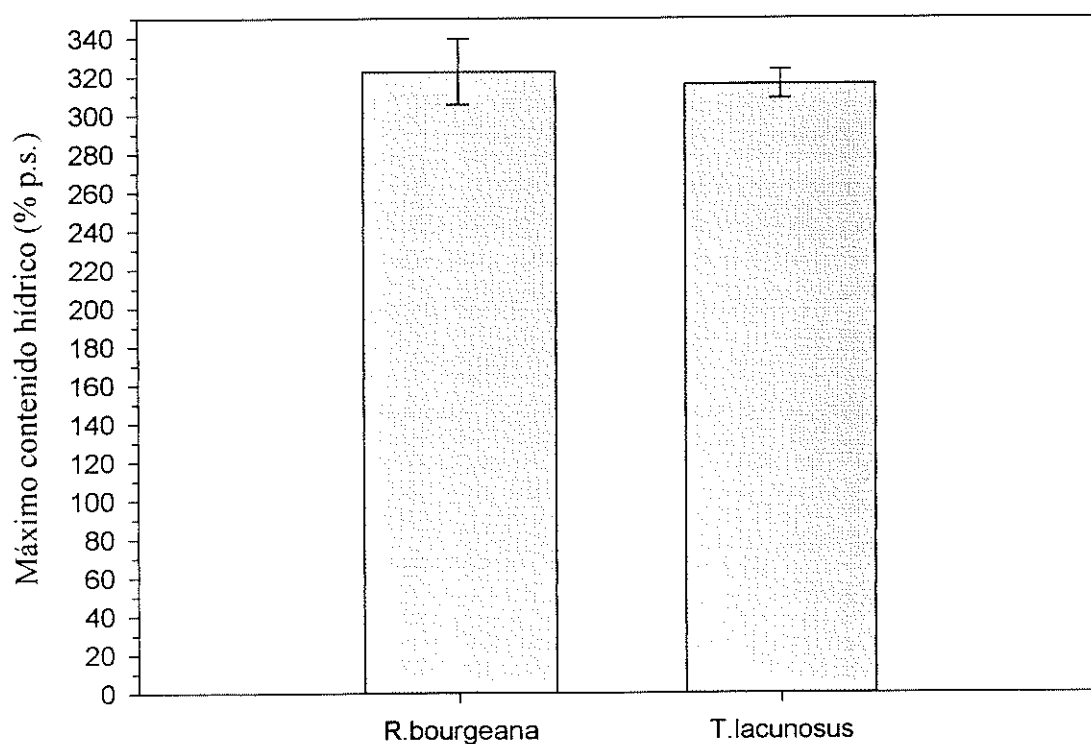


Figura 86b. Máximo contenido hídrico medio de los cinco talos estudiados para cada una de las especies. Las barras de error representan la desviación estándar.

CAPACIDAD DE RETENCIÓN HÍDRICA.

Las figuras 87 y 88 muestran la cinética de deshidratación registrada para cada uno de los talos de *R. bourgeana* y de *T. lacunosus* respectivamente, a 15 ° C (gráfica a) y a 20 ° C (gráfica b).

En todos los talos estudiados se puede observar que las curvas de cinética de deshidratación obtenidas tienen tres partes que desde tiempo 0 son:

- Una primera parte, lineal, en la que la deshidratación de los talos es constante y rápida.
- Una segunda zona, curva, que llamaremos de “atenuación”, que aparece ya para contenidos hídricos medios. En esta zona la deshidratación de los talos no es constante, sino que cada vez es más lenta.
- Una tercera parte, lineal, prácticamente asintótica, que se alcanza cuando el contenido hídrico del talo ya es muy bajo por lo que tiende incluso a alcanzar el equilibrio con las condiciones de la cámara - siendo apenas posible registrar la mayor deshidratación del talo -. Por tanto, aunque en esta fase la deshidratación de los talos se hace de nuevo constante, es un proceso muy lento y en muchos casos incluso se puede pensar que hemos llegado al contenido de hidratación mínimo que puede ser medido en las condiciones de T^a, HR y PPFD fijadas en la cámara climática.

Los parámetros que se han calculado a partir de las distintas partes de la curva han sido:

- * Contenido hídrico del talo hasta el que se mantiene la primera parte lineal de la curva. Es decir el punto en el que se pierde la linealidad y se entra en la fase de atenuación. La primera fase lineal siempre comienza en el contenido hídrico máximo alcanzado por el talo.
- * La pendiente (α) de la recta que forma la primera parte lineal. Éste es un parámetro indicativo de la velocidad de deshidratación ya que mide el % de hidratación perdido por minuto.

- * Se ha calculado también el cociente de la pendiente medida a 20 ° C entre la pendiente medida a 15 ° C (a_{20}/a_{15}), como parámetro indicativo de la velocidad de deshidratación a 20 ° C con respecto a 15 ° C.
- * Contenido hídrico del talo en el que se inicia la tercera fase, (la fase lineal con tendencia asintótica), de la curva. Este parámetro representa el contenido hídrico mínimo alcanzado durante el experimento.
- * La pendiente (a) de la tercera fase de la curva, como indicativo de la velocidad de deshidratación de los talos cuando su contenido hídrico es muy bajo.
- * Conociendo el contenido hídrico en el que termina la primera fase lineal y el contenido hídrico en el que comienza la fase asintótica, se han podido determinar también para cada talo los contenidos hídricos que delimitan la fase de atenuación.

También como medida de la capacidad de retención hídrica de los talos de cada una de las especies se han calculado los parámetros:

- * Tiempo necesario para alcanzar el 50 % de hidratación (T_{50}), y tiempo necesario para alcanzar el 20 % de hidratación (T_{20}). A partir de estos parámetros se ha calculado el cociente T_{20}/T_{50} como parámetro indicativo para cada talo del tiempo necesario para perder una cantidad de agua en función del agua que le queda.
- * Tiempo requerido para alcanzar el contenido hídrico mínimo (establecido en un 7 %), o lo que es lo mismo, tiempo requerido para alcanzar la fase asintótica de la curva (Testabilización).

Estos parámetros se han calculado para cada uno de los talos de cada especie y para cada una de las dos temperaturas estudiadas en este trabajo.

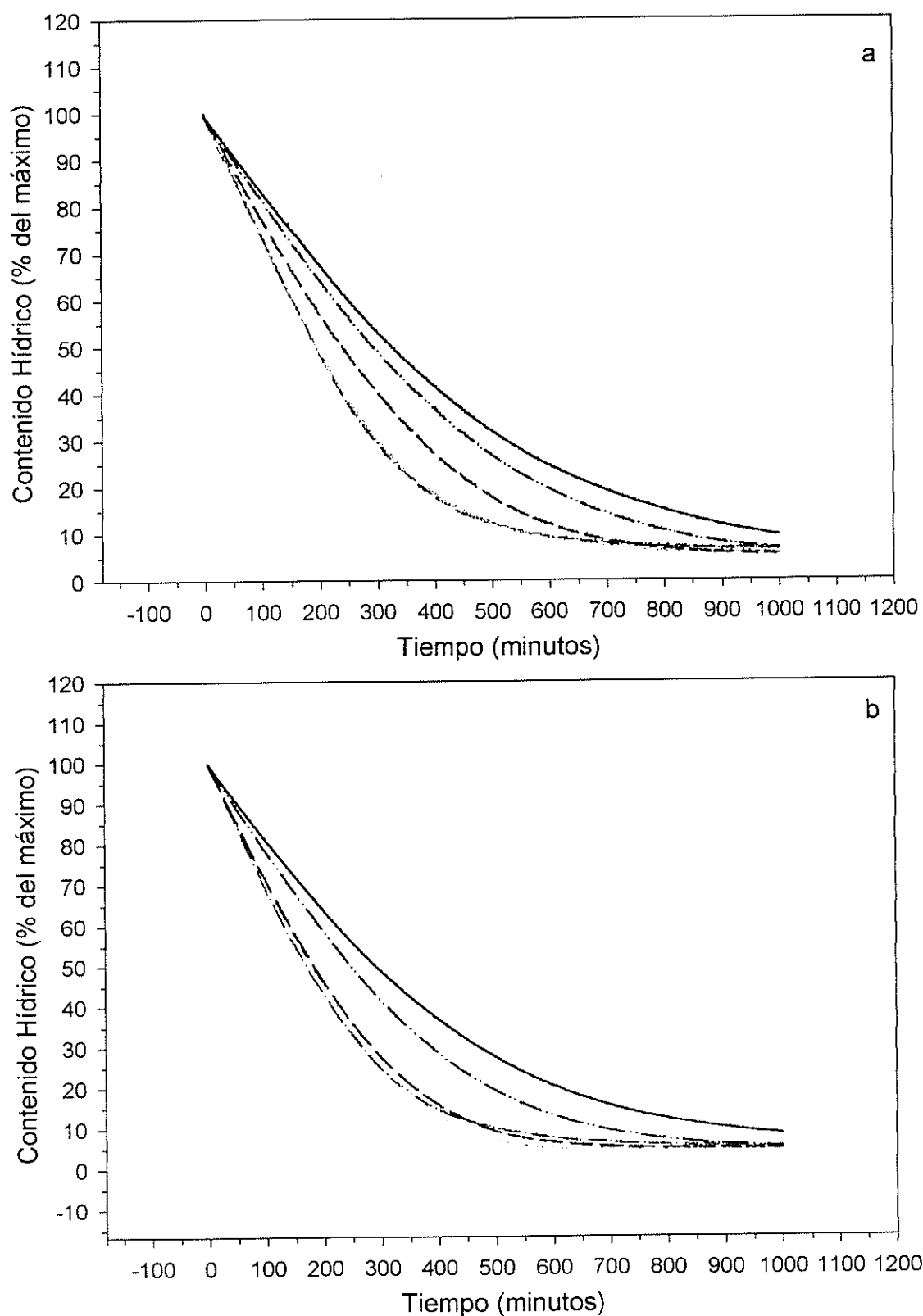


Figura 87a,b. Cinética de deshidratación medida en cada uno de los talos de *R. bourgeana* bajo condiciones de 15 ° C de T^a , 70 % de HR y PPFD de $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (a), y de 20 ° C, 70 % y $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (b).

En ambas gráficas los símbolos representados han sido:

- | | |
|---|---|
| — Cinética de deshidratación talo 1 | — -- Cinética de deshidratación talo 2 |
| - - - Cinética de deshidratación talo 3 | — · · · Cinética de deshidratación talo 4 |
| — - - Cinética de deshidratación talo 5 | |

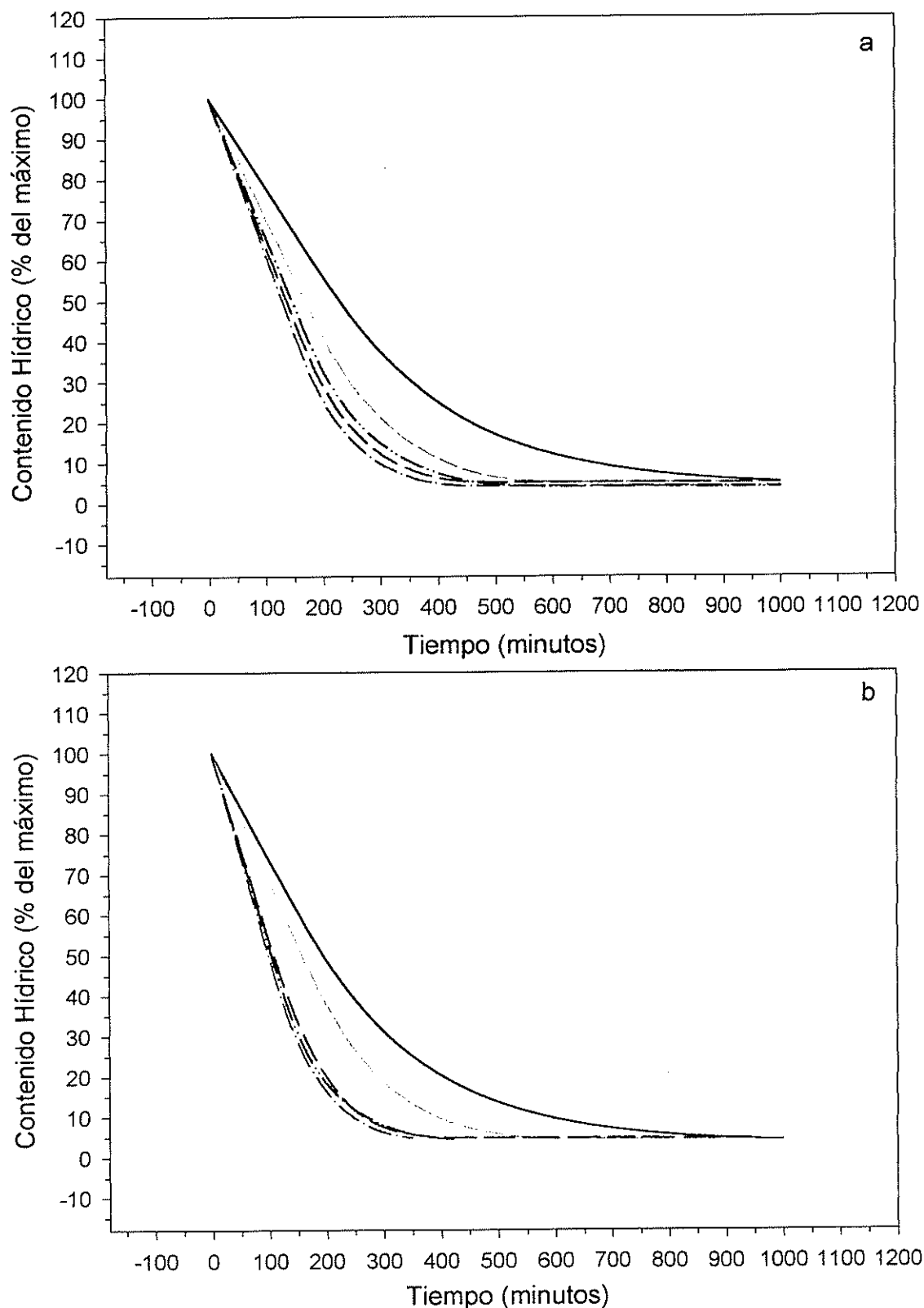


Figura 88a,b. Cinética de deshidratación medida en cada uno de los talos de *T. lacunosus* bajo condiciones de 15 ° C de T^a , 70 % de HR y PPFD de $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (a), y de 20 ° C, 70 % y $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (b).

En ambas gráficas los símbolos representados han sido:

- | | |
|---|---|
| — Cinética de deshidratación talo 1 | — · — Cinética de deshidratación talo 2 |
| - - - Cinética de deshidratación talo 3 | — · · — Cinética de deshidratación talo 4 |
| — · — Cinética de deshidratación talo 5 | |

I.- Niveles de hidratación de los talos que delimitan cada una de las tres zonas de la curva de cinética de deshidratación.

En la tabla 26 se muestran los contenidos hídricos que delimitan, para cada talo de *R. bourgeana* estudiado, las tres zonas indicadas en las curvas de cinética de deshidratación elaboradas a 15 ° C. Los valores de contenido hídrico se han expresado en tanto por ciento del máximo. En la tabla 27 se muestran los mismos parámetros pero para las curvas realizadas a 20 ° C.

En la tabla 28 se muestran los mismos parámetros que en la tabla 26, y en la 29 los mismos que en la 27, pero para los talos de *T. lacunosus*.

Las curvas de deshidratación de *R. bourgeana* realizadas a 15 ° C muestran que la primera zona lineal, en la que el liquen se deshidrata de forma rápida y constante, está comprendida entre el máximo contenido hídrico alcanzado por los talos (100 %) y un 43,86-61.65 % del máximo de hidratación según el talo considerado, siendo el contenido hídrico medio en el que finaliza esta primera zona de un 51.79 % \pm 7.88 del máximo. Si consideramos esa misma zona en las curvas realizadas a 20 ° C, se observa que el contenido hídrico en el que finaliza la deshidratación rápida de los talos y se entra en la zona de atenuación oscila entre un 32.28 % y un 60.54 % según el talo estudiado, siendo el contenido hídrico medio de los cinco talos de un 49.126 % \pm 11.69 del máximo. Aplicando el método estadístico indicado en material y métodos se determina que el valor medio del contenido hídrico en el que finaliza la fase de deshidratación rápida de los talos de *R. bourgeana* a 15 ° C no se diferencia significativamente del valor equivalente obtenido en las curvas elaboradas a 20 ° C.

En el caso de *T. lacunosus*, las curvas de deshidratación realizadas a 15 ° C han mostrado que la zona de deshidratación rápida de la curva queda delimitada entre el máximo contenido hídrico alcanzado por cada talo (100 %) y un 34.10 % - 58.91 % del máximo según los talos, siendo el contenido hídrico medio en el que finaliza esta

primera zona de un $43.28 \% \pm 9.57$ del máximo. En las curvas realizadas a 20°C el contenido hídrico que marcó el final de la fase rápida de deshidratación fue de un $40.93 \% - 55.55 \%$ del máximo según los talos, siendo la media de $46.97 \% \pm 5.77$. Al igual que sucedió con los talos de *R. bourgeana*, el valor medio del contenido hídrico en el que finaliza la fase de deshidratación rápida de los talos de *T. lacunosus* a 15°C no se diferencia significativamente del mismo valor obtenido a partir de las curvas realizadas a 20°C .

Por tanto, los talos de *R. bourgeana*, desde su máximo contenido hídrico hasta un contenido hídrico de aproximadamente un 50% del máximo se deshidratan de forma rápida y constante, mientras que los de *T. lacunosus* no entran en la zona de atenuación hasta un contenido hídrico de aproximadamente un 45% del máximo. Estadísticamente no hay diferencia significativa entre el contenido hídrico medio de ambas especies en el que finaliza la primera fase de la curva.

El contenido hídrico mínimo, (es decir el punto en el que comienza la zona asintótica de las curvas de deshidratación), alcanzado por los talos de *R. bourgeana* osciló entre un 6.27% y un 7.92% del máximo en los experimentos realizados a 15°C , y entre un 5.06% y un 6.02% en los realizados a 20°C . Los valores medios de los cinco talos fueron $7.08 \% \pm 0.68$ y $5.41 \% \pm 0.42$ a 15°C y 20°C respectivamente. Los talos de *R. bourgeana* entraron en equilibrio con las condiciones de la cámara climática con un contenido hídrico significativamente menor a 20°C que a 15°C . Es decir a 20°C fueron capaces de perder más agua.

Los talos de *T. lacunosus* alcanzaron el contenido hídrico mínimo en valores comprendidos entre un 4.14% y un 5.15% del máximo en las curvas realizadas a 15°C , y entre un 4.13% y un 4.82% del máximo en las curvas realizadas a 20°C . Los valores medios de contenido hídrico mínimo fueron de un $4.68 \% \pm 0.51$ a 15°C , y de un $4.45 \% \pm 0.35$. Por tanto el contenido hídrico mínimo alcanzado por los talos de *T. lacunosus* a 15°C no se diferenció significativamente del alcanzado a 20°C .

Los límites de las tres zonas observadas en las curvas de deshidratación de cada una de las especies se mantienen prácticamente constantes independientemente de la temperatura de deshidratación. Asimismo, parece que estos límites presentan sólo pequeñas diferencias entre las dos especies. Es decir, el contenido hídrico hasta el cual pierden agua de forma rápida y el contenido hídrico a partir del cual la pérdida de agua es tan lenta que tiende a hacerse asintótica son muy parecidos en ambas especies.

Tabla 26: Rangos de contenido hídrico, (expresados en tanto por ciento del máximo), que delimitan, en cada uno de los talos de *R. bourgeana* estudiados, las tres zonas indicadas para las curvas de cinética de deshidratación elaboradas a 15 ° C.

Número de Talo	1ª Zona Lineal	Zona de Atenuación	Zona Asintótica
<i>R. bourgeana 1</i>	100 % - 57.24 %	57.24 % - 9.54 %	-----
<i>R. bourgeana 2</i>	100 % - 44.15 %	44.15 % - 7.92 %	7.92 % - 6.04 %
<i>R. bourgeana 3</i>	100 % - 43.86 %	43.86 % - 6.27 %	6.27 % - 4.96 %
<i>R. bourgeana 4</i>	100 % - 61.65 %	61.65 % - 6.99 %	6.99 % - 5.08 %
<i>R. bourgeana 5</i>	100 % - 52.05 %	52.05 % - 7.12 %	7.12 % - 4.93 %

----- Indica que no se ha llegado a alcanzar la zona asintótica

Tabla 27: Rangos de contenido hídrico, (expresados en tanto por ciento del máximo), que delimitan, en cada uno de los talos de *R. bourgeana* estudiados, las tres zonas indicadas para las curvas de cinética de deshidratación elaboradas a 20 ° C.

Número de Talo	1ª Zona Lineal	Zona de Atenuación	Zona Asintótica
<i>R. bourgeana 1</i>	100 % - 58.09 %	58.09 % - 6.63 %	-----
<i>R. bourgeana 2</i>	100 % - 60.54 %	60.54 % - 6.02 %	6.02 % - 5.02 %
<i>R. bourgeana 3</i>	100 % - 52.15 %	52.15 % - 5.06 %	5.06 % - 4.30 %
<i>R. bourgeana 4</i>	100 % - 42.57 %	42.57 % - 5.32 %	5.32 % - 4.77 %
<i>R. bourgeana 5</i>	100 % - 32.28 %	32.28 % - 5.25 %	5.25 % - 4.46 %

----- Indica que no se ha llegado a alcanzar la zona asintótica

Tabla 28: Rangos de contenido hídrico, (expresados en tanto por ciento del máximo), que delimitan, en cada uno de los talos de *T. lacunosus* estudiados, las tres zonas indicadas para las curvas de cinética de deshidratación elaboradas a 15 ° C.

Número de Talo	1ª Zona Lineal	Zona de Atenuación	Zona Asintótica
<i>T. lacunosus</i> 1	100 % - 58.91 %	58.91 % - 4.42 %	-----
<i>T. lacunosus</i> 2	100 % - 34.10 %	34.10 % - 4.35 %	4.35 % - 3.94 %
<i>T. lacunosus</i> 3	100 % - 45.01 %	45.01 % - 5.08 %	5.08 % - 4.90 %
<i>T. lacunosus</i> 4	100 % - 38.45 %	38.45 % - 4.14 %	4.14 % - 3.87 %
<i>T. lacunosus</i> 5	100 % - 39.92 %	39.92 % - 5.14 %	5.15 % - 4.94 %

----- Indica que no se ha llegado a alcanzar la zona asintótica

Tabla 29. Rangos de contenido hídrico, (expresados en tanto por ciento del máximo), que delimitan, en cada uno de los talos de *T. lacunosus* estudiados, las tres zonas indicadas para las curvas de cinética de deshidratación elaboradas a 20 ° C.

Número de Talo	1ª Zona Lineal	Zona de Atenuación	Zona Asintótica
<i>T. lacunosus</i> 1	100 % - 55.55 %	55.55 % - 4.13 %	4.13 % - 3.92 %
<i>T. lacunosus</i> 2	100 % - 42.46 %	42.46 % - 4.73 %	-----
<i>T. lacunosus</i> 3	100 % - 48.65 %	48.65 % - 4.41 %	4.41 % - 4.22 %
<i>T. lacunosus</i> 4	100 % - 40.93 %	40.93 % - 4.50 %	-----
<i>T. lacunosus</i> 5	100 % - 47.27 %	47.27 % - 4.82 %	4.82 % - 4.5 %

----- Indica que no se ha llegado a alcanzar la zona asintótica

II.- Parámetros indicativos de la capacidad de retención hídrica de cada una de las especies.

La tabla 30 muestra, para cada talo de *R. bourgeana*, la pendiente de la recta que constituye la primera parte lineal, y la pendiente de la zona asintótica de las curvas de deshidratación realizadas a 15 ° C y 20 ° C En la misma tabla se muestra también el cociente a_{20}/a_{15} obtenido para cada talo. En la tabla 31 se muestran los mismos parámetros para los talos de *T. lacunosus*.

En la tabla 32 se muestran para cada temperatura y para cada especie los valores medios de la pendiente de la primera zona lineal de las curvas de deshidratación. También se indica para cada especie el valor medio del cociente a_{20}/a_{15} .

En ambas especies, al considerar la fase lineal de deshidratación rápida de las curvas se observa que en todos los talos de cada una de las especies la velocidad de deshidratación (dada por el valor de la pendiente a) fue significativamente mayor a 20 ° C que a 15 ° C.

Además, en ambas especies, a pesar de las diferencias existentes en el valor de la pendiente de unos talos a otros, los valores del cociente a_{20}/a_{15} - que indica cuánto más rápida es la deshidratación a 20 ° C con respecto a los 15 ° C - han mantenido una relación muy parecida de unos talos a otros. Es decir, en esa primera parte lineal de la curva hay un comportamiento similar entre los cinco talos estudiados para cada especie en cuanto a la velocidad de deshidratación que han presentado a 20 ° C con respecto a la registrada a 15 ° C.

Cuando se compara la velocidad de deshidratación que ha presentado cada una de las especies en esa primera fase de deshidratación rápida se observa que, para las dos temperaturas estudiadas, la pendiente ha sido significativamente más alta en *T. lacunosus* que en *R. bourgeana*. Es decir la velocidad de deshidratación, o lo que es lo

mismo, la cantidad de agua perdida por minuto en la fase de deshidratación rápida de las curvas obtenidas es mayor en *T. lacunosus* que en *R. bourgeana* para las dos temperaturas estudiadas.

Concluyendo, se puede indicar como era de esperar, que en la primera fase de deshidratación rápida los talos de ambas especies se deshidratan más rápidamente a 15 ° C que a 20 ° C. Pero además, para cada temperatura, los talos de *T. lacunosus* se deshidrataron de forma más rápida que los de *R. bourgeana* entre su máximo contenido hídrico y el correspondiente al punto de atenuación de la curva.

En las tablas 30 y 31 se muestra también la pendiente obtenida en la zona asintótica de las curvas de deshidratación. Esta zona se ha registrado a partir del punto en que los talos alcanzan el aquí denominado contenido hídrico mínimo. En ese punto entran en equilibrio con las condiciones de la cámara por lo que su deshidratación se hace tan lenta y difícilmente medible que nos acercamos a una asíntota. Se ha calculado la pendiente de esa zona para chequear, a través de su valor, el grado de cercanía con la asíntota y por tanto con el contenido hídrico mínimo teóricamente alcanzable en estos experimentos. Los valores obtenidos están muy cerca de cero, sobre todo en el caso de los talos de *T. lacunosus*, por lo que el contenido hídrico mínimo que hemos alcanzado está muy cerca del que teóricamente se podría alcanzar con las condiciones establecidas en la cámara climática.

Tabla 30: Pendiente de la recta, (expresada en % de hidratación perdida por minuto), que forma la primera parte lineal, y pendiente de la recta de la zona asintótica de las curvas de deshidratación, realizadas a 15 ° C y 20 ° C, para cada talo de *R. bourgeana*. El primer dato de cada par representa el valor de la pendiente obtenido en la curva realizada a 15 ° C, y el segundo dato de cada par corresponde al valor de la pendiente de la curva realizada a 20 ° C. La ausencia de algún valor indica que no se ha llegado a alcanzar la zona asintótica. Se indica también el cociente a_{20}/a_{15} para cada talo.

Número de Talo	1ª Zona Lineal	a_{20}/a_{15}	Zona Asintótica
<i>R. bourgeana</i> 1	-0.1573 / -0.1786	1.14	
<i>R. bourgeana</i> 2	-0.2567 / -0.3066	1.19	-0.0020 / -0.0010
<i>R. bourgeana</i> 3	-0.2549 / -0.2822	1.11	-0.0011 / 0.0008
<i>R. bourgeana</i> 4	-0.1771 / -0.1973	1.11	-0.0038 / -0.0016
<i>R. bourgeana</i> 5	-0.2125 / -0.2547	1.20	-0.0038 / -0.0007

Tabla 31: Pendiente de la recta, (expresada en % de hidratación perdida por minuto), que forma la primera parte lineal, y pendiente de la recta de la zona asintótica de las curvas de deshidratación, realizadas a 15 ° C y 20 ° C, para cada talo de *T. lacunosus*. El primer dato de cada par representa el valor de la pendiente obtenido en la curva realizada a 15 ° C, y el segundo dato de cada par corresponde al valor de la pendiente de la curva realizada a 20 ° C. La ausencia de algún valor indica que no se ha llegado a alcanzar la zona asintótica. Se indica también el cociente a_{20}/a_{15} para cada talo.

Número de Talo	1ª Zona Lineal	a_{20}/a_{15}	Zona Asintótica
<i>T. lacunosus</i> 1	-0.2211 / -0.2603	1.177	/ -0.0004
<i>T. lacunosus</i> 2	-0.3892 / -0.5068	1.302	-0.0003 /
<i>T. lacunosus</i> 3	-0.2960 / -0.3195	1.079	-0.0003 / 0.0002
<i>T. lacunosus</i> 4	-0.3400 / -0.4803	1.413	-0.0004 /
<i>T. lacunosus</i> 5	-0.3672 / -0.4597	1.252	-0.0001 / -0.0004

Tabla 32: Valores medios, para cada temperatura y especie, de la pendiente de la primera zona lineal de las curvas de deshidratación. Valor medio del cociente a_{20}/a_{15} . Junto a la media se indica la desviación estándar (s_{n-1}).

	a medio de la 1ª Zona Lineal a 15 ° C	a medio de la 1ª Zona Lineal a 20 ° C	Valor medio de a_{20}/a_{15}
<i>R. bourgeana</i>	-0.212 ± 0.04	-0.244 ± 0.05	1.150 ± 0.04
<i>T. lacunosus</i>	-0.323 ± 0.07	-0.4053 ± 0.11	1.245 ± 0.12

La tabla 33 muestra el tiempo que tardó cada uno de los talos de *R. bourgeana* en alcanzar el 50 % de hidratación - que además coincide con el tiempo que tardan los talos en entrar en la fase de atenuación (T_{50} ó Tatenuación) -, el 20 % de hidratación (T_{20}), y el 7 % de hidratación (Testabilización). También se indica para cada talo y temperatura el cociente T_{20}/T_{50} . La tabla 34 muestra los parámetros equivalentes para los talos de *T. lacunosus*.

La tabla 35 muestra, para cada temperatura y especie, los valores medios de los parámetros indicados para cada talo en las tablas 33 y 35. Junto con la media se indica la desviación estándar.

En las tablas indicadas se puede observar que en ambas especies los distintos tiempos estudiados para conocer la capacidad de retención hídrica oscilan de unos talos a otros. Sin embargo el cociente T_{20}/T_{50} , que ha sido calculado como una medida del tiempo que se necesita el talo para perder una cantidad de agua en relación al agua que le queda al talo, se ha mantenido muy constante de unos talos a otros dentro de una misma especie para cada una de las temperaturas estudiadas. Es decir, aunque de unos individuos a otros exista variabilidad en el tiempo que tardan en perder una determinada cantidad de agua, la variación en el tiempo que tardan en perder una cantidad en función del agua que les queda es muy pequeña de unos individuos a otros.

Dentro de una misma especie, el tiempo necesario para alcanzar los distintos contenidos hídricos estudiados ha sido significativamente menor a 20 ° C que a 15 ° C. Esto es lógico en la primera zona lineal de la curva dado que la velocidad de deshidratación es mayor a 20 ° C que a 15 ° C, como se ha visto con los valores de la pendiente. Además, como el T_{20} y el Testabilización han sido también más bajos a 20 ° C que a 15 ° C, se puede indicar que la velocidad de deshidratación también es más rápida a 20 ° C en la zona de atenuación de las curvas y la capacidad de retención hídrica más baja.

Asimismo, para los distintos tiempos de retención calculados, se ha determinado que tanto a 15 ° C como a 20 ° C estos tiempos han sido significativamente superiores en *R. bourgeana* que en *T. lacunosus*. Así, a 15 ° C, *T. lacunosus* tardó 1h y 25' menos que *R. bourgeana* en alcanzar el 50 % de hidratación y 3h y 20' menos en alcanzar el 20 % de hidratación. Y a 20 ° C tardó 1h y 20' menos que en alcanzar el 50 % de hidratación y 2h y 50' menos en alcanzar el 20 % de hidratación.

El cociente T_{20}/T_{50} medido a 15 ° C ha sido significativamente más alto en los talos de *R. bourgeana*. Esto indica que, para contenidos hídricos bajos, la atenuación en la cinética de deshidratación es más marcada en *R. bourgeana*. Es decir que los talos de *T. lacunosus* siguen deshidratándose más rápido que los de *R. bourgeana* incluso en la fase de atenuación.

De todas formas, el hecho de que en ambas especies y para las dos temperaturas estudiadas el T_{20} haya sido en general igual o mayor que el doble del T_{50} indica que, para bajos valores de hidratación, existe una importante atenuación en la cinética de pérdida de agua.

Tabla 33: Tiempo requerido por cada uno de los talos de *R. bourgeana* en alcanzar el 50 % de hidratación (T_{50} ó Tatenuación), el 20 % de hidratación (T_{20}), y el 7 % de hidratación (Testabilización), en cada una de las curvas de deshidratación elaboradas. También se indica para cada talo el cociente T_{20}/T_{50} . El primer dato de cada par representa el valor de tiempo obtenido en la curva realizada a 15 ° C, y el segundo dato de cada par corresponde al valor de la curva realizada a 20 ° C. La ausencia de algún valor indica que no se ha llegado a alcanzar la zona asintótica. Los distintos tiempos están expresados en minutos.

Número de Talo	T_{50} ó Tatenuación	T_{20}	T_{20}/T_{50}	Testabilización
<i>R. bourgeana</i> 1	325 / 289	681 / 606	2.09 / 2.09	
<i>R. bourgeana</i> 2	193 / 169	372 / 336	1.93 / 1.99	974 / 618
<i>R. bourgeana</i> 3	193 / 178	381 / 336	1.97 / 1.89	685 / 493
<i>R. bourgeana</i> 4	292 / 247	590 / 488	2.02 / 1.98	961 / 792
<i>R. bourgeana</i> 5	236 / 182	471 / 356	1.99 / 1.96	761 / 557

Tabla 34: Tiempo requerido por cada uno de los talos de *T. lacunosus* en alcanzar el 50 % de hidratación (T_{50} ó Tatenuación), el 20 % de hidratación (T_{20}), y el 7 % de hidratación (Testabilización), en cada una de las curvas de deshidratación elaboradas. También se indica para cada talo el cociente T_{20}/T_{50} . El primer dato de cada par representa el valor de tiempo obtenido en la curva realizada a 15 ° C, y el segundo dato de cada par corresponde al valor de la curva realizada a 20 ° C. Los distintos tiempos se han expresado en minutos.

Número de Talo	T_{50} ó Tatenuación	T_{20}	T_{20}/T_{50}	Testabilización
<i>T. lacunosus</i> 1	229 / 195	457 / 404	2.00 / 2.07	805 / 696
<i>T. lacunosus</i> 2	128 / 98	224 / 181	1.75 / 1.85	339 / 282
<i>T. lacunosus</i> 3	168 / 157	308 / 289	1.83 / 1.84	476 / 452
<i>T. lacunosus</i> 4	145 / 104	260 / 191	1.79 / 1.84	407 / 313
<i>T. lacunosus</i> 5	136 / 108	241 / 200	1.77 / 1.85	376 / 306

Tabla 35: Valores medios, para cada especie, de los parámetros T_{50} ó T.atenuación, T_{20} , T_{20}/T_{50} , y Testabilización. El primer dato de cada par representa el valor obtenido a 15 ° C y el segundo el valor obtenido a 20 ° C. Junto con la media se indica la desviación estándar (s_{n-1}).

Especie	T_{50} ó Tatenuación	T_{20}	T_{20}/T_{50}	Testabilización
<i>R. bourgeana</i>	247.8 ± 5 9.3 / 213 ± 52.57	499 ± 134.4 / 424.4 ± 119.7	2 ± 0.06 / 1.98 ± 0.07	845.25 ± 144.6 / 615 ± 128.6
<i>T. lacunosus</i>	161.2 ± 40.7 / 132.4 ± 42.2	298 ± 94.3 / 253 ± 94.8	1.83 ± 0.10 / 1.89 ± 0.1	480.6 ± 188.2 / 409.8 ± 173.3

Como conclusión de los resultados expuestos en la cinética de deshidratación se puede indicar que en ambas especies las curvas de deshidratación han mostrado tres zonas claramente diferenciadas (deshidratación rápida, fase de atenuación y fase de estabilización). Los límites de éstas se han mantenido prácticamente constantes independientemente de que el proceso de deshidratación haya tenido lugar a 15 ° C o a 20 ° C. Además, estos límites sólo han presentado pequeñas diferencias de una especie a otra.

La velocidad de deshidratación que han presentado los talos de ambas especies en la primera fase de las curvas ha sido mayor a 20 ° C con respecto a la registrada a 15 ° C. Por lo que la capacidad de retención de agua ha sido mayor a 15 ° C que a 20 ° C como se ha mostrado con los resultados de los tiempos de retención.

La velocidad de deshidratación ha sido mayor en *T. lacunosus* que en *R. bourgeana*, y por tanto el tiempo que han tardado los talos de *T. lacunosus* en alcanzar los contenidos hídricos que han limitado cada una de las fases indicadas ha sido mucho más bajo que el tiempo requerido por los talos de *R. bourgeana* para alcanzar los mismos contenidos hídricos.

Aunque la capacidad de almacenamiento de agua líquida es similar en ambas especies, la capacidad de retención de esa agua ha resultado ser mucho más baja en *T. lacunosus* que en *R. bourgeana*.

FUENTES DE HIDRATACIÓN DISPONIBLES EN LAS LOCALIDADES DE *T. LACUNOSUS* Y *R. BOURGEANA*.

Considerando los datos microclimáticos registrados en el periodo comprendido entre Marzo de 1998 y Marzo de 1999, (capítulo II), en las localidades propias de *T. lacunosus* y *R. bourgeana*, se ha evaluado el número de noches en que se ha producido formación de rocío sobre los talos de cada especie, y el número de noches en que la HR ha sido elevada (superior al 90 %) pero sin formación de rocío.

Los datos de HR alta se han tomado directamente de los valores registrados por los sensores, y la formación de rocío sobre los talos se ha estimado, de la forma en que se explicó en el capítulo V, a partir de los datos de HR y T^a registrados por los sensores.

De este forma hemos podido determinar que los talos de *R. bourgeana* situados en la localidad costera del Barranco del Sabinar estuvieron sometidos a valores de HR atmosférica superiores al 90 % durante 157 noches de todo el periodo estudiado, mientras que sólo 12 noches tuvo lugar la formación de rocío sobre los talos. En cambio los talos de *T. lacunosus* de la localidad de El Cautivo (Desierto de Tabernas), estuvieron sometidos a valores de HR atmosférica superiores al 90 % sólo 77 noches de todo el periodo estudiado. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurrió en la localidad costera, hubo 68 noches en las que tuvo lugar la formación de rocío sobre los talos.

DISCUSIÓN.

La morfología de *R. bourgeana* ha sido descrita sucesivas veces en muestras procedentes de distintas localidades de la Península Ibérica (Egea, 1980; García Rowe, 1985; Arroyo, 1991). En líneas generales, las características morfológicas que hemos encontrado en los talos procedentes del Cabo de Gata son muy parecidas a las ya indicadas en descripciones anteriores. Igualmente, las características morfológicas que hemos encontrado en *T. lacunosus* coinciden con las descritas por Llimona (1973).

En este trabajo de Doctorado se han estudiado secciones de las zonas apical, media y basal de las lacinias de los talos de *R. bourgeana*. Las secciones pertenecientes a la zona media han presentado unas características anatómicas muy parecidas a las descritas previamente por otros autores que han estudiado la estructura de esta especie (Krog & Osthagen, 1980; Bowler, 1981; García Rowe, 1985; Arroyo, 1991). Sin embargo, en las descripciones de estos autores, la capa cortical aparece como paraplectenquímica, formada por hifas aglutinadas de paredes muy gruesas fuertemente gelatinizadas y citoplasmas que en general aparecen como líneas muy finas. En cuanto a la orientación de las hifas, Krog y Osthagen (1980) indicaron que presentaban orientación más o menos transversal mientras que Bowler (1981) indicó que formaban una red en la que se encontraban orientadas en distintas direcciones. Atendiendo a las descripciones de los distintos tejidos que dio Hannemann (1973), a nosotros nos parece más adecuado considerar que la capa cortical de *R. bourgeana* es de tipo escleroplectenquímica en las zonas en que las hifas están ordenadas en distintos sentidos, y de tipo plecténquima en empalizada en las zonas en las que adoptan la ordenación anticlinal. Preferimos considerar este tipo de tejido ya que los paraplecténquimas están constituidos por células más o menos isodiamétricas con orientación anticlinal o periclinal, con luz más ancha y paredes menos engrosadas que en *R. bourgeana*. En cambio el escleroplecténquima - derivado del prosoplecténquima - está formado por hifas con células más o menos alargadas (anisodiamétricas), con

paredes fuertemente gelatinizadas y lumen en algunos casos bastante reducido como ocurre con las hifas encontradas en la capa cortical de *R. bourgeana*. Las hifas pueden situarse paralelas entre sí o estar entremezcladas de forma más o menos desordenada (en forma de red), y con una orientación desde anticlinal hasta periclinal como también se ha observado en *R. bourgeana*.

Como ya indicó Arroyo (1991) es difícil tomar una decisión acerca del grado de compactación de la capa medular ya que según las zonas varía el grado de empaquetamiento de las hifas. De hecho, Krog & Osthagen (1980) describieron la existencia de una capa medular densa en este líquen, mientras que García Rowe (1985) indicó que la capa medular es laxa. A partir de nuestros estudios hemos observado que en aquellas zonas en que predomina la médula aracnoidal se puede considerar que la capa medular es bastante laxa, mientras que a medida que se desciende hacia la base de la lacinia, y se va incrementando la cantidad de pseudotejido condroide, va aumentando el grado de compactación de la médula.

La estructura de *T. lacunosus* ha sido también estudiada por distintos autores (Llimona, 1973; Palmer & Friedmann, 1990), si bien la interpretación que han realizado estos autores acerca de la estructura de esta especie difiere de nuestras observaciones en algunos aspectos. Llimona (1973), describió la existencia de una médula opaca y cristalífera de 60 μm , y una capa inferior medulosa de 50 μm de grosor impregnada en pigmento gris y rica en cristales. A su vez, Palmer & Friedmann (1990) observaron también la presencia de una médula escleroplectenquimática, y un córtex inferior reticulado que deja porciones de la médula expuestas al exterior. Los resultados obtenidos en este trabajo nos han indicado que en *T. lacunosus* procedente del Desierto de Tabernas (Almería), la capa medular prácticamente ha desaparecido, y sólo en algunas zonas se encuentran bajo las algas restos de hifas orientadas en distintas direcciones, y en general organizadas de forma bastante laxa. Respecto a la capa cortical inferior, no hemos encontrado en este líquen la presencia de dicha capa.

Las dos especies estudiadas en nuestro trabajo son típicas de la provincia de Almería, y por tanto se desarrollan en un área con clima semiárido. Sin embargo, *T. lacunosus* es una especie continental característica del Desierto de Tabernas, mientras que *R. bourgeana* crece en la zona costera del Cabo de Gata. Esta diferencia de localidades determina, tal y como se muestra en nuestros resultados, que en la costa haya un alto número de noches al año en que la HR atmosférica llega a ser muy elevada (cercana a saturación), pero sin formación de rocío, ya que en la costa no se ven favorecidos los descensos bruscos de T^a durante la noche que originarían la formación del mismo. En cambio en el Desierto de Tabernas sí se producen importantes descensos nocturnos de T^a , que dan lugar a un alto número de noches con formación de rocío sobre los talos. Es por ello que los talos de *R. bourgeana* pueden utilizar como principal fuente de hidratación la HR del aire, al igual que otros muchos líquenes desérticos como *R. maciformis* (Lange et al., 1975). Mientras que *T. lacunosus*, como ya se mostró en el capítulo IV, necesita hidratarse a partir de agua líquida para activar su metabolismo.

R. bourgeana ha presentado una mayor capacidad de retención hídrica que *T. lacunosus*. Es decir, para unas condiciones dadas de HR, T^a y PPFD, *T. lacunosus* se deshidrata bastante más rápido que *R. bourgeana*. Cuando se compara la capacidad de retención hídrica de estas dos especies con la encontrada en otras especies procedentes de distintos hábitats se observa que ambas tienen una alta capacidad de retención hídrica. Tanto *T. lacunosus* como *R. bourgeana*, aunque de forma más marcada *R. bourgeana*, han presentado una capacidad de retención significativamente mayor que la de distintas especies de la familia Umbilicariaceae procedentes del Sistema Central Español (Sancho & Kappen, 1989; Valladares, 1994a). Asimismo *R. bourgeana* también mostró mayor capacidad de retención hídrica que la registrada en distintas especies del grupo *R. polymorpha* procedentes de la Sierra de Guadarrama (Pintado, 1996). *T. lacunosus* tardó más tiempo que éstas en alcanzar el 50 % del máximo de hidratación, pero cuando se consideró el tiempo necesario para alcanzar el 20 % del contenido hídrico máximo, el tiempo registrado en los talos de *T. lacunosus* fue inferior que en la mayor parte de las especies de *R. polymorpha* estudiadas por Pintado (1996).

Las dos especies estudiadas en este trabajo presentan importantes diferencias morfológicas y anatómicas que se relacionan, entre otros factores, con la disponibilidad de agua en el medio y con la forma en que es captada y cedida por cada una de ellas. Una gran variedad de aspectos de la morfología de los talos y de sus características anatómicas tienen una fuerte influencia en la existencia de distintas tasas de captación y pérdida de agua en los líquenes (Rundel, 1982).

Desde un punto de vista morfológico, aunque ambas especies pertenecen al biotipo fruticuloso, los talos de *R. bourgeana* tienen un aspecto de “roseta” compacta con lacinias más cortas, más anchas y escasamente ramificadas, a diferencia de los talos de *T. lacunosus* que presentan un aspecto “arborescente” mucho más abierto, con lacinias significativamente más estrechas, largas y ramificadas que las de *R. bourgeana*. Estas diferencias morfológicas originan una mayor relación superficie/volumen en los talos de *T. lacunosus* en comparación a los de *R. bourgeana*. Muchos autores han descrito el incremento de la tasa superficie/volumen como una vía que utilizan los líquenes para incrementar las tasas de captación de agua, y por tanto también las de pérdida evaporativa (Larson & Kershaw, 1976; Larson, 1981; Kershaw, 1985b; Rundel 1988; Büdel & Scheidegger, 1996).

Pintado et al. (1997), relacionó la morfología con las relaciones hídricas de dos poblaciones de *Ramalina capitata* var. *protecta* procedentes de dos exposiciones distintas. Los talos de exposición sur se caracterizaron por formar almohadillas rectas y densas con lacinias cortas y anchas, a diferencia de los talos norte que eran más alargados y con lacinias más finamente ramificadas. Estas diferencias morfológicas originan una relación superficie/volumen más baja en los talos sur, que presentaron tasas de deshidratación más lentas.

Igualmente Sojo et al. (1997) relacionó estipes más cortas y una morfología más compacta en *Catillaria corymbosa* de zonas protegidas (y con menor disponibilidad

hídrica), con una menor relación superficie/volumen y una mayor capacidad de retención hídrica.

T. lacunosus ha mostrado una capacidad de retención hídrica significativamente menor que *R. bourgeana*, lo cual es coherente con los resultados encontrados en los trabajos mencionados según los cuales a mayor relación superficie/volumen, el liquen presenta tasas más rápidas de pérdida de agua. Además, los líquenes son capaces de conseguir un incremento de la relación superficie/volumen, no sólo mediante la presencia de ramificaciones, sino también a través de otras muchas estructuras morfológicas que se han descrito como especializadas en lograr este objeto. Por ejemplo Larson, 1981 demostró que los rizinomorfos que *Umbilicaria vellea* y *U. mammulata* presenta en su superficie inferior promueven la captación de agua. Jahns (1987) indica que pequeñas protuberancias con forma de pelo que se encuentran en muchas partes del talo liquénico pueden ser importantes en la captación de agua. Asimismo, indicó que la superficie inferior de muchos líquenes está completamente cubierta de pelos que raramente unen el talo al sustrato. Estos pelos podrían ser importantes en las relaciones hídricas del liquen. En este sentido es importante la existencia de las finas vellosidades - tal y como las describió Llimona, 1973 - que presenta *T. lacunosus* en su superficie. Es muy probable que estas vellosidades aumenten de forma importante la superficie de absorción de *T. lacunosus* favoreciendo la rápida tasa de captación de agua, aunque también la rápida pérdida que caracteriza a esta especie.

Incluso podría ocurrir que, al igual que en algunos briófitos de la provincia de Almería (Ros & Werner, 1997), los pelos superficiales de *T. lacunosus* sean una adaptación encaminada a aumentar la eficacia en la absorción del rocío, ya que hay observaciones que indican que rompen la tensión superficial de las pequeñas gotas de agua.

R. bourgeana presenta una capacidad de retención hídrica mayor que la de *T. lacunosus*. Esto, desde un punto de vista morfológico, se puede relacionar con la

presencia de lacinias menos ramificadas, más cortas y más anchas que las de *T. lacunosus*, lo cual disminuye la relación superficie/volumen en los talos de *R. bourgeana*. Asimismo, éstos tampoco presentan en su superficie ninguna estructura morfológica, como las descritas anteriormente, que se pueda relacionar con un incremento en la superficie de absorción. En todo caso, de acuerdo con lo indicado por Valladares (1994b) acerca de que la existencia de crestas o verruguitas pueden tener un valor adaptativo para las especies aerohigrófitas ya que aumentan el ratio superficie/volumen y consecuentemente la captura potencial de vapor de agua, se podría pensar que las reticulaciones o rugosidades que hemos observado en la superficie de las lacinias de *R. bourgeana* podrían ir encaminadas a aumentar la superficie de absorción. Sin embargo también Valladares (1994b) señaló que para que estas estructuras puedan ser eficientes tienen que incluir fisuras o roturas a través de las cuales el agua pueda ser absorbida dentro del talo. En *R. bourgeana* hemos observado la presencia de pseudocifelas, pero no específicamente localizadas en la zona de las reticulaciones. Por tanto al igual que el papel de los pelos de *T. lacunosus* en el aumento de las tasas de captación de agua parece ser bastante claro, no se puede asegurar que las reticulaciones de la superficie de *R. bourgeana* incrementen de alguna manera la superficie de absorción y por tanto las tasas de captación y pérdida de agua.

El mayor grosor de los talos de *R. bourgeana* también explica, en parte, las tasas más lentas de captación y pérdida de agua encontradas en esta especie con respecto a *T. lacunosus*. El incremento en el grosor de los talos es otra vía para reducir la relación superficie/volumen y por tanto conseguir tasas más lentas de pérdida de agua - una mayor capacidad de retención de la misma - (Snelgar & Green, 1981). En general talos delgados presentan una menor resistencia al transporte del agua (tanto para la captación como para la pérdida).

Todas las adaptaciones que presenta *R. bourgeana* encaminadas a disminuir las tasas de pérdida de agua, también van a dificultar la captación de la misma por parte de los talos. Es muy posible que las pseudocifelas que hemos encontrado en su superficie

estén relacionadas con la captación de agua, facilitándole al talo la captación del vapor atmosférico (Rundel, 1978; Green et al., 1985).

Una característica morfológica de *T. lacunosus* que probablemente le ayuda a disminuir las pérdidas evaporativas es el crecimiento en forma de almohadillas. Además, frecuentemente los talos individuales con forma de almohadilla aparecen unidos formando céspedes que ocupan importantes áreas, en los que no es posible identificar los talos individuales. La reducción en la pérdida evaporativa del agua a través del agrupamiento de los talos ha sido constatada en distintas especies por diversos autores. Larson & Kershaw (1976), estudiaron este efecto en *Alectoria ochroleuca* y *Cetraria nivalis* observando que cuando se desarrollan agrupados se produce un importante incremento de la resistencia evaporativa, y por tanto una reducción en las pérdidas evaporativas. Jahns 1987 también indicó que una forma especial de acumulación de agua es la que se encuentra en el liquen *Pycnothelia papillaria*. Este liquen crece con forma de cojinete formando una zona de acumulación de agua en la parte basal del mismo. Este mecanismo también ocurre en otros líquenes como *Parmelia saxatilis* (Jahns & Fritzler, 1982). Incluso esta misma adaptación ha sido descrita en briófitos de zonas áridas (Ros & Werner, 1997). El crecimiento de los líquenes de forma agrupada reduce la exposición al viento y al sol de forma que pueden retener agua durante más tiempo.

T. lacunosus y *R. bourgeana* también han presentado llamativas diferencias anatómicas que se relacionan de forma muy directa con las relaciones hídricas de cada uno de ellos. Ambas especies presentan una gruesa capa cortical (Hyvärinen, 1992; Valladares, 1994b, Tretiach & Brown, 1995), si bien la ordenación y grado de empaquetamiento de las hifas que la forman difiere entre las dos especies. Además, en el caso de *R. bourgeana* esta capa rodea al talo mientras que *T. lacunosus* se caracteriza por la ausencia de la capa cortical inferior.

Una de las funciones que principalmente se asocia a una capa cortical gruesa es la protección a las células algales de una rápida pérdida de agua, a expensas de tasas muy lentas de captación de la misma (Rundel, 1988). Las capas corticales gruesas son muy características de líquenes desérticos y de microhábitats secos. Hyvärinen (1992), estudió las diferencias en la estructura del talo de *Hypogymnia physodes* procedente de microhábitats secos y húmedos, y encontró una capa cortical significativamente más gruesa en los talos procedentes de un hábitat seco.

Sin embargo, Hyvärinen (1992), ya observó que los talos de *Hypogymnia physodes* procedentes de microhábitats secos no sólo presentaron una capa cortical significativamente más gruesa que los talos procedentes de un hábitat húmedo, sino que además fue muy característica la estructura compacta de dicha capa con una matriz gelatinosa cementando las hifas fúngicas de paredes gruesas. Sugirió que la función del córtex como capa de protección bajo condiciones de escasez de agua es debida, no sólo a su grosor, sino también a su estructura compacta y a la segregación de sustancias gelatinosas. Un incremento en la densidad y grosor de las paredes de las hifas del córtex exterior también aumenta la resistencia del talo al transporte de agua. Esta adaptación se encuentra en muchas especies liquénicas desérticas de la familia Ramalinaceae. En la misma línea Valladares (1994b), indicó que un córtex superior grueso no tiene por qué implicar impermeabilidad, sino que depende de la textura de la capa.

Aunque las dos especies estudiadas estructuralmente presentan una gruesa capa cortical, en el caso de *R. bourgeana* ésta rodea al talo y es muy compacta. Está formada por hifas aglutinadas de paredes muy gruesas, fuertemente gelatinizadas y citoplasmas que en general aparecen como líneas muy finas. Por ello, parece existir una clara relación entre las lentas tasas de captación y pérdida de agua encontradas en *R. bourgeana* y la estructura de la capa cortical. También Sancho & Kappen (1989), indicaron que la estructura escleroplectenquímica de la capa medular de *U. cinereorufescens* le permite retener agua al liquen durante un periodo de tiempo más prolongado cuando el contenido hídrico del talo ya no es muy elevado.

En cambio, *T. lacunosus* presenta una capa cortical paraplectenquímica en la que las hifas tienen lúmenes más anchos y paredes menos engrosadas y compactadas que en el caso de *R. bourgeana*. La capa cortical de *T. lacunosus* presenta una textura más porosa, menos impermeable, que la de *R. bourgeana*. Pero además, dado que *T. lacunosus* carece de córtex inferior, es de esperar – al igual que en los podecios sin córtex inferior del género *Cladina* (Büdel & Scheidegger, 1996) - una rápida captación y pérdida de agua a través de la superficie inferior.

Las dos especies estudiadas en este trabajo también se han diferenciado a nivel de la capa medular. *T. lacunosus* prácticamente ha perdido esta capa de tal forma que las células algales en muchas zonas se encuentran directamente expuestas al exterior. En cambio *R. bourgeana* presenta una gruesa capa medular (Hyvärinen, 1992; Valladares et al., 1993; Tretiach & Brown, 1995), en la que las hifas se ordenan formando un pseudotejido aracnoidal laxo que en algunas zonas se encuentra entremezclado con haces de pseudotejido de tipo prosoplectenquímico.

Sancho y Kappen (1989), encontraron en diversas especies de la familia Umbilicariaceae que las estructuras superficiales por sí solas no son suficientes para explicar las relaciones hídricas de los líquenes de esta familia, y que la estructura de la médula, que varía de forma importante entre las distintas especies, es también un importante factor. Describieron cómo los talos con una médula aracnoidal laxa presentaban un rápido intercambio de vapor de agua con el aire. Relacionaron este comportamiento con especies ecológicamente tipificadas como aerohigrófitas que toman agua del aire que las rodea y tienen que ser capaces de equilibrarse rápidamente con la humedad del aire. En cambio una médula prosoplectenquímica fue típica de líquenes con una alta capacidad de retención hídrica, que se correlacionan con un comportamiento sustrato-higrófilo. Estos líquenes con médula prosoplectenquímica fueron capaces de mantener agua incluso cuando el aire estaba relativamente seco. Encontraron una relación directa entre la densidad de la médula y la capacidad de

retención hídrica (observación que volvió a encontrar Valladares 1994a). *U. decussata* resultó ser similar a *R. bourgeana* en el sentido de que presenta una capa de pseudotejido medular prosoplectenquimático entre las hifas aracnoidales medulares. Observaron que esto le permite obtener una tasa de pérdida de agua más lenta que la de otras especies que sólo presentan una capa medular aracnoidal.

R. bourgeana tiene que hidratarse a partir del vapor de agua atmosférico, ya que es la principal fuente de que dispone. De acuerdo con los estudios anteriormente descritos, la existencia de una médula aracnoidal le facilita la captación del vapor de agua del aire. Sin embargo los cordones de pseudotejido prosoplectenquimático le permiten ralentizar las tasas de pérdida de agua tras la salida del sol. Sancho et al. (1994), indicaron que la médula prosoplectenquimática puede ser utilizada por el talo como un reservorio de agua de gran importancia en el mantenimiento del liquen húmedo y metabólicamente activo.

Se ha descrito también que la resistencia al transporte de agua disminuye al disminuir la densidad del talo. Si se incrementa la densidad del talo se incrementa la resistencia al transporte del vapor de agua dentro del talo (Rundel, 1982,1988). Sin embargo, existen algunos trabajos en los que se ha tratado de correlacionar la densidad de los talos con su capacidad de retención hídrica, encontrándose resultados contradictorios. Pintado et al. (1997), no encontró una correlación entre la densidad de los talos de *R. capitata* de dos exposiciones distintas y la capacidad de retención de agua. Sin embargo Valladares et al. (1998), sí encontraron que en la familia Umbilicariaceae la capacidad de retención de agua se incrementó de forma paralela al incremento de la densidad del talo. Pintado et al. (1997), consideraron que las diferencias entre sus resultados y los de Valladares y colaboradores son debidas a las diferencias en las formas de crecimiento de las especies estudiadas - talos foliáceos en el caso de Valladares et al. (1998) y talos fruticulosos en el caso de Pintado et al. (1997) -. Pintado y colaboradores sugirieron que en el caso de *Ramalina* las diferencias en las tasas de retención de agua no son debidas a diferencias en la densidad, sino a

diferencias en la morfología de los talos (más cortos y anchos en la población sur, y por tanto con un menor ratio superficie/volumen y una tasa más lenta de pérdida de agua). Indicaron que el papel de la morfología del talo en las relaciones hídricas del mismo parece ser más importante que el de la estructura interna del talo en las especies fruticulosas, mientras que en las foliáceas es más importante el papel de la anatomía.

T. lacunosus y *R. bourgeana* son talos fruticulosos igual que los talos de *R. capitata* estudiados por Pintado y colaboradores (1997). Al igual que ellos, no hemos encontrado una correlación entre la densidad de los talos y la capacidad de retención hídrica. Sin embargo, aunque estamos de acuerdo en que la morfología de los talos es importante en las relaciones hídricas de cada uno de ellos, consideramos que también las diferencias estructurales existentes entre las dos especies juegan un importante papel en la distinta capacidad de retención hídrica encontrada en las especies estudiadas.

R. bourgeana presenta también una capa epicortical muy compacta que rodea al talo, y que también podría ser responsable de la alta capacidad de retención de agua de este líquen, ya que esta capa previamente ha sido interpretada como una capa extra de protección frente a la evaporación (Rikkinen, 1995). *T. lacunosus* también presenta por encima de la capa cortical una capa externa amorfa de color marrón parduzco y de contorno muy irregular. Llimona (1973) la describió como una capa de pruina fácilmente mojable y que también facilita la penetración más rápida del agua.

En la descripción de las características morfológicas de *T. lacunosus* se ha indicado que los bordes de las lacinias se encuentran curvados hacia la cara inferior. En un estudio realizado sobre las adaptaciones de los briófitos de la provincia de Almería a las zonas áridas también se han encontrado especies con los márgenes de los filidios revolutos o involutos. En el caso de los briófitos se ha descrito que estos márgenes juegan un papel en la distribución del agua (la conducen externamente para reabsorberla en el menor tiempo posible). También esos bordes curvados de los briófitos reducen la transpiración y pueden almacenar cierta cantidad de agua (Ros & Werner, 1997). Es

posible que los bordes curvados de las lacinias de *T. lacunosus* tengan un papel similar favoreciendo la captación de agua, y reduciendo las tasas de pérdida de agua.

Variaciones en la morfología y anatomía de los líquenes se han relacionado en muchos casos con las características ambientales propias del medio en el que se desarrolla el líquen. Las capas corticales gruesas, además de relacionarse con la protección frente a una rápida pérdida de agua, como ya se ha discutido anteriormente, también se ha indicado que protegen a las células algales frente a una intensa radiación solar (Rundel, 1988). Incluso se ha observado que una misma especie liquénica en un hábitat muy soleado puede llegar a tener una capa cortical el doble de gruesa que otro individuo de la misma especie procedente de un hábitat sombrío (Bitter, 1901: *Hypogymnia physodes*; Tobler, 1925; *Xanthoria parietina*; Galun, 1963: *Buellia canescens*; Looman, 1964: *Lecanora reptans*). En general, los líquenes desérticos presentan un incremento del grosor de la capa cortical debido a las condiciones de alta PPFD a las que se encuentran sometidos (Rundel, 1978). Büdel & Lange, (1994) también mostraron en diversas especies del género *Peltula* que la capa cortical superior puede atenuar el PPFD ambiental y producir niveles de PPFD a nivel del fotobionte 10 veces más bajos que los que llegan a la superficie. Tretiach & Brown (1995), también encontraron que los talos epilíticos de *Parmelia pastillifera* tenían una capa cortical superior más gruesa que la de los talos epifíticos (sometidos a menor PPFD que los epilíticos), y consideraron este incremento en el grosor como una modificación encaminada a incrementar la fotoprotección del fotobionte. También (Valladares 1994b), indicó que el córtex superior grueso de líquenes aerohigrófitos puede ser una adaptación directa a la protección de células del fotobionte contra altos PPFD. Dietz et al. (2000), encontraron que las capas corticales de líquenes procedentes de localidades muy luminosas transmitieron menos luz a la capa algal que las de los líquenes característicos de hábitat de sombra, aunque no encontraron una relación entre el grosor del talo y el porcentaje de luz transmitida.

Las dos especies estudiadas en esta Tesis se desarrollan en localidades muy expuestas a altas PPFD (incluso, aunque con baja frecuencia, en estado hidratado llegan a estar sometidas a PPFD comprendidos entre 1000-1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Por tanto es muy posible que el incremento de grosor en la capa cortical sea, para ambas especies, un mecanismo de defensa frente a altos niveles de PPFD (independientemente del papel de dicha capa en las relaciones hídricas del liquen).

Además, ya se ha indicado que la capa cortical de *T. lacunosus* se encuentra cubierta por una capa de pruina. La cubierta del talo y apotecios con pruina ha sido interpretado como otro mecanismo de protección frente a la fuerte insolación (Schulz, 1931; Galun, 1963; Poelt & Wirth, 1968). Rundel 1978 también indicó que la existencia de capas superficiales de pruina, o de otra naturaleza, es una adaptación de los líquenes de zonas áridas para protegerse de una alta PPFD, por lo que es muy posible que la capa epicortical de *R. bourgeana* sea otra de las adaptaciones de este liquen para la protección frente a la elevada PPFD del medio en el que se desarrolla.

También, y especialmente en el caso de *R. bourgeana* que se desarrolla en localidades sometidas frecuentemente al efecto del viento, es muy posible que, como ya se ha indicado para otros líquenes desérticos (Rundel, 1978), la gruesa capa cortical de este liquen se relacione con el daño mecánico potencial que éste puede causar al liquen, y le proteja frente a la deshidratación que también puede causar el efecto del viento. Las capas corticales gruesas son una importante adaptación de los líquenes sujetos a vientos fuertes de forma frecuente (Kappen, 1973).

También los cordones prosoplectenquimáticos que aparecen en la médula de *R. bourgeana* pueden proporcionar fuerza mecánica al liquen, (actúa como pseudotejido de soporte), protegiéndolo del efecto del viento al igual que ocurre en especies del género *Usnea* (Büdel & Scheidegger, 1996).

Algunos briófitos adaptados a zonas áridas han presentado pelos hialinos en su superficie que reflejan la luz intensa típica de estas localidades, protegiendo así a la planta. También se ha indicado que son una defensa frente a la acción abrasiva del viento (Ros & Werner, 1997). Jahns (1987), indicó que pequeñas protuberancias con forma de pelo que se encuentran en muchas partes del talo liquénico pueden ser importantes como protección frente a la alta irradiación. Es posible, de acuerdo con estos resultados y con el ambiente altamente lumínico en el que se desarrolla *T. lacunosus*, que los pelos que cubren la superficie de este liquen sean una adaptación que presenta, no sólo encaminada a incrementar las tasas de captación de agua, sino también a proteger de la alta PPFD incidente a las células del fotobionte.

El color del talo también es importante en los líquenes ya que puede hacer aumentar o descender la absorción de energía radiante favoreciendo o protegiendo así a los talos de un posible aumento de temperatura que incrementaría el flujo evaporativo. De hecho, se han encontrado importantes diferencias en la temperatura de los talos de una misma especie según fueran de color claro o de color oscuro, siendo incluso 9 ° C más baja la T^a de los talos claros (Lange, 1954; Kershaw, 1975; Sancho et al. (1994).

T. lacunosus presenta distinto color en función de su contenido hídrico. Cuando está en estado muy hidratado presenta un color verde muy oscuro, coincidiendo además con un reducido intercambio gaseoso de CO₂. En el momento en que la FN alcanza su tasa máxima el color del talo comienza a cambiar hacia un tono pardo opaco. Un comportamiento similar fue encontrado por Sancho & Kappen (1989), en las especies *Lasallia pustulata*, *L. hispanica*, *Umbilicaria decussata*, *U. havaasii* y *U. subglabra*. Estos autores ya indicaron que el cambio de color puede modificar la absorción de calor de forma que el talo permanece más frío cuando se encuentra en la fase más productiva (un contenido hídrico óptimo, y una fuerte insolación). Esto fue corroborado por Sancho et al. (1994). La coincidencia del cambio de color con el nivel de hidratación óptima del liquen para la FN puede tener importantes implicaciones ecofisiológicas: al secarse y volver al color más claro aumenta la cantidad de luz incidente que se refleja, lo cual

disminuye la T^a interna del talo, lo cual a su vez puede incrementar la FN mediante la atenuación de la respiración.

Concluyendo, se puede indicar que se ha observado una importante relación entre las características anatómicas y morfológicas de las dos especies estudiadas, sus relaciones hídricas y las características del medio en el que se desarrollan.

T. lacunosus presenta una fuerte adaptación a la captación rápida de las gotas de rocío que se forman sobre la superficie de sus lacinias durante la noche. Para ello tiene una alta relación superficie/volumen, obtenida a través de la presencia de lacinias altamente ramificadas, muy finas, y de la presencia de pelos en la superficie de los talos. Además este líquen carece de capa cortical inferior y en gran parte ha perdido la médula, adaptaciones que como ya indicaron Palmer & Friedmann (1990), le permiten absorber agua líquida fácil y rápidamente. Además la capa cortical y epicortical parecen tener una textura que también favorece la captación de agua líquida. La capa cortical parece tener sólo un papel protector frente a una alta PPFD. Esta maximización en las tasas de captación del agua líquida procedente de las gotas de rocío, origina una rápida tasa de deshidratación. *T. lacunosus*, en el hábitat natural en el que se desarrolla ralentiza estas tasas de pérdida mediante la selección de aquellas exposiciones que tras la salida del sol mantienen durante más tiempo una T^a y PPFD relativamente bajas, y por tanto una elevada HR. Así, es muy frecuente encontrar los talos de esta especie en exposición norte y en vaguadas. En cambio los talos de esta especie escasean en exposición este y no se encuentra en exposición sur. Además, evitan la pérdida evaporativa adoptando una forma de crecimiento tipo cojinetes agrupados formando céspedes de gran tamaño.

En cambio, aunque muchas veces las poblaciones de *R. bourgeana* se desarrollan en paredes inclinadas con exposición norte, también es muy frecuente encontrar poblaciones muy desarrolladas en los espolones de las rocas costeras donde los líquenes se encuentran sometidos a altas T^a y PPFD (mayores incluso que las de los

líquenes del Desierto de Tabernas). Por tanto, dado que el hábitat que ocupa no le permite ralentizar las tasas de pérdida evaporativa tras la salida del sol, ha desarrollado una serie de adaptaciones anatómicas y morfológicas encaminadas a retener el agua más tiempo. Son talos que han disminuido la relación superficie/volumen a través del desarrollo de lacinias gruesas y poco ramificadas. Desde un punto de vista anatómico, la gruesa y compacta capa cortical que rodea al talo, junto con los cordones prosoplectenquimáticos existentes en la capa medular, ralentizan las tasas de pérdida de agua. La capa cortical además protege al líquen de la fuerte insolación a la que está sometido y también, probablemente, de la pérdida evaporativa que puede tener lugar por la acción del viento - tan frecuente en las localidades en las que crece este líquen -. Para protegerse del efecto del viento también los cordones de pseudotejido prosoplectenquimático de la médula confieren rigidez a los talos. Dado que todas las adaptaciones encaminadas a ralentizar las tasas de pérdida de agua también dificultan la captación de la misma, este líquen presenta pseudocifelas que le facilitan la captación del vapor de agua atmosférico.

De todas formas, ambas especies tienen una alta capacidad de retención hídrica en comparación a la registrada en otras especies liquénicas procedentes de distintos hábitats. Esto les permite mantener el agua durante más tiempo tras la salida del sol y así maximizar los periodos matinales de absorción de CO₂.

La morfología y la anatomía de los talos también se relaciona con las distintas respuestas de la FN frente al contenido hídrico de los talos, y especialmente con el distinto grado de depresión encontrado entre unas especies y otras.

Como se mostró en el capítulo III.I de esta Tesis, las dos especies estudiadas en este trabajo han mostrado una fuerte depresión de la FN cuando el talo se encuentra en su máximo nivel de hidratación. Sin embargo han presentado importantes diferencias en el comportamiento de la FN para niveles de hidratación de los talos comprendidos entre el máximo y aquél en el que la FN se hace máxima.

También a partir de los resultados obtenidos en el capítulo III.I se concluyó que en el caso de *T. lacunosus* y *R. bourgeana*, la depresión de la FN observada para un alto contenido hídrico de los talos es debida a un incremento de las resistencias a la difusión del CO₂ entre el exterior y los lugares donde tiene lugar la carboxilación. Como ya se discutió en el capítulo indicado, existen muchas dudas acerca de los lugares dónde se localizan estas resistencias, si bien, la morfología y especialmente la estructura interna propia de cada especie parecen jugar un importante papel en la cantidad máxima de agua acumulada, y más concretamente en los lugares en los que ésta se localiza.

En el capítulo VII de esta Tesis se presentan los resultados obtenidos mediante la utilización de la microscopía electrónica de barrido a baja temperatura (LTSEM). Esta técnica nos ha permitido determinar a qué niveles se encuentra almacenada el agua en el interior de los talos de cada una de las especies para distintos contenidos hídricos. Hemos podido observar que aunque ambas especies han presentado una capacidad similar de acumulación de agua, las diferencias en el comportamiento de la FN frente al contenido hídrico, son debidas a una distinta localización del agua en el interior de los talos, que viene determinada por las distintas características morfológicas y estructurales que presentan estas especies. Si bien, esta relación entre anatomía, localización del agua y comportamiento de la FN frente al contenido hídrico del talo, ha sido ya discutida en el capítulo III.I de esta Tesis.

En los talos liquénicos, las hifas fúngicas medulares son las más activas en los procesos respiratorios, ya que las hifas de capas corticales y epicorticales muchas veces se encuentran necrosadas (Büdel & Lange, 1994). *T. lacunosus* se ha caracterizado, como ya se mostró en el capítulo III.II, por presentar unas tasas respiratorias muy bajas, incluso a elevadas temperaturas. Esta especie se caracteriza porque ha perdido en gran medida la capa medular, de tal forma que el porcentaje de volumen del talo ocupado por las hifas medulares aracnoidales ha sido muy bajo (8 % en relación al 19 % que presenta *R. bourgeana*). Es muy probable que la extrema reducción de la capa medular

que ha presentado esta especie sea una adaptación al medio semiárido en el que se desarrolla, encaminada a disminuir las tasas respiratorias, incluso a altas temperaturas, obteniendo elevadas tasas fotosintéticas en los cortos periodos en que dispone de humedad suficiente como para estar activo. De hecho, Valladares y colaboradores (1994), indicaron que la masa de hongo que respira es una de las tres características anatómicas que pueden influir en la FN de un liquen.

Asimismo, también Valladares y colaboradores (1994), sugirieron que el número de células de fotobionte y la cantidad de pigmentos fotosintéticos que hay en ellas influyen en la fotosíntesis neta de un liquen. *T. lacunosus* y *R. bourgeana* bajo condiciones óptimas de PPFD, T^a e hidratación presentan tasas de FN bastante elevadas (capítulo III.II). Esto puede relacionarse con los valores, bastante altos, de contenido en clorofilas de los talos, volumen del talo ocupado por el fotobionte, y contenido en clorofilas de las células algales.

El contenido en clorofila de las dos especies estudiadas ha sido del mismo orden que algunos de los encontrados en otras especies de montaña mediterránea de los géneros *Umbilicaria* y *Lasallia*, y más altos que los de algunas especies de estos géneros (Sancho & Kappen, 1989). Asimismo han sido similares a los de *R. capitata* var. *protecta* de la Sierra de Guadarrama (Pintado et al., 1997). El porcentaje de volumen del talo ocupado por el fotobionte ha sido muy similar al de los talos sur (los más expuestos a altas T^a y PPFD), de *R. capitata* var. *protecta* (Pintado et al., 1997), y también muy parecido al encontrado en *U. polyrrhiza* y *U. vellea*, pero más elevado que el obtenido para muchas especies de los géneros *Umbilicaria* y *Lasallia* de montaña mediterránea (Valladares et al., 1996). El contenido en clorofila de las células algales ha sido también tan elevado como los registrados en *R. capitata* var. *protecta* (Pintado, 1996), y bastante más alto que los registrados en muchas especies de los géneros *Umbilicaria* y *Lasallia* (Valladares et al., 1996).

El hecho de que el porcentaje de volumen del talo ocupado por el fotobionte disminuye desde la zona apical hasta la zona basal de las lacinias de las dos especies estudiadas vuelve a apoyar los resultados que indican que en los líquenes fruticulosos las zonas apicales son las de crecimiento más activo (Kärelampi, 1970; Nash et al., 1980; Pintado, 1996).

Las características morfológicas y anatómicas encontradas en *T. lacunosus* y *R. bourgeana* muestran la buena adaptación que tienen estos líquenes para aprovechar al máximo las fuentes de hidratación de que disponen, así como para obtener elevadas tasas de FN en los cortos periodos en que estos líquenes pueden estar activos en el medio semiárido en el que se desarrollan.

*VII.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL
INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA
DISTINTOS NIVELES DE HIDRATACIÓN*

INTRODUCCIÓN.

En este capítulo hemos estudiado la localización del agua en el interior de los talos liquénicos de las especies *T. lacunosus* y *R. bourgeana* a distintos niveles de hidratación, y para ello hemos utilizado la técnica de microscopía electrónica de barrido a bajas temperaturas (LTSEM). De esta forma hemos podido conocer cómo las diferencias morfológicas y anatómicas existentes entre las dos especies, y descritas en el capítulo VI, han determinado una distinta distribución del agua dentro del talo.

Los resultados obtenidos en este capítulo nos han ayudado a explicar el comportamiento de la FN frente al contenido hídrico del talo que ha caracterizado a cada una de las especies estudiadas. Por tanto, la discusión de los resultados obtenidos en este capítulo se encuentra en el capítulo III.I.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Para llevar a cabo este trabajo se han utilizado las especies liquénicas fruticulosas *T. lacunosus* y *R. bourgeana*.

Las muestras de *T. lacunosus* fueron recolectadas en Venta de los Yesos (Desierto de Tabernas, 520 m s.n.m.), encontrándose en laderas poco inclinadas con exposición norte. Las de *R. bourgeana* se recolectaron en el Cerro de Enmedio (San José, Cabo de Gata, 30 m s.n.m.), sobre rocas silíceas volcánicas en comunidades ornitocoprófilas situadas en el espolón de las rocas.

Para determinar la localización del agua en el interior del talo liquénico se ha utilizado el microscopio electrónico de barrido Zeiss DSM-960, del Centro de Ciencias Medioambientales, equipado con sistema Oxford CT 1500 cryotrans, y el microscopio electrónico de barrido Philips 501B, del School of Biological Sciences de la Universidad de Bristol, equipado con sistema cryotrans Emscope SP2000.

Se han utilizado los datos obtenidos a partir del estudio de la variación de la FN en función del contenido hídrico del talo (capítulo III.I) para determinar los niveles de hidratación de los talos en los que, para cada una de las especies, tiene mayor interés determinar la localización del agua dentro del talo. Así, en el caso de ambas especies se estudió dicha localización para aquellos contenidos hídricos del talo en los que la FN presentó depresión por sobresaturación hídrica y depresión por bajo contenido hídrico. Además, en *T. lacunosus* se estudió también la localización del agua en el punto en que finaliza la depresión de la FN por sobresaturación y en el momento en que la FN - y por tanto el contenido hídrico - presentaron su óptimo. En *R. bourgeana* se observó que la FN se mantenía en su punto óptimo durante un amplio rango de hidratación del talo, por lo que se tomaron también los puntos inicial y final de todo este rango para estudiar la

localización del agua. Estos valores de contenido hídrico se determinaron expresados en porcentaje de hidratación del talo sobre peso seco estándar.

Los talos se hidrataron hasta saturación mediante pulverización con agua destilada durante 30 minutos manteniéndolos parcialmente sumergidos (igual que se hizo en el estudio de la variación de la FN frente al contenido hídrico del talo), y se dejó que se fueran deshidratando hasta el momento en que alcanzaban el contenido hídrico en el que se quería estudiar la localización del agua.

El momento en que la muestra se encontraba en el contenido hídrico deseado se pudo establecer calculando para cada talo el peso húmedo que éste debía tener para encontrarse en el nivel de hidratación objeto de estudio. Para ello se aplicó la fórmula:

$$(\% \text{ de hidratación sobre peso seco} \times \text{Peso seco estándar}/100) + \text{Peso seco estándar} = \text{Peso húmedo}$$

Una vez que el talo alcanzaba el peso húmedo correspondiente al porcentaje de hidratación sobre peso seco al que se había determinado que se quería estudiar la localización del agua, se tomaba una muestra procedente de una parte de una lacinia y se preparaba siguiendo los siguientes pasos:

En el Centro de Ciencias Medioambientales:

- Inicialmente las muestras fueron montadas con un criopegamento O.C.T. compound BDM Laboratory Supplies Gurr y fijadas mecánicamente en el portamuestras del Sistema de Oxford CT 1500 Cryotransfer. En una de las muestras no se utilizó el medio O.C.T. con el fin de evitar la posibilidad de que éste empujara el agua superficial hacia el interior de la muestra, dando lugar a la observación de agua extracelular dentro del talo que realmente pudiera proceder de la capa de agua superficial.

Aunque los portamuestras de este sistema no permiten montar muestras muy grandes, se intentó que tuvieran un tamaño lo suficientemente grande como para evitar el daño mecánico que puede sufrir la muestra al ser fijada

mecánicamente, pero a su vez lo suficientemente pequeño como para conseguir que la fijación de la muestra fuera homogénea.

- A continuación las muestras fueron congeladas rápidamente mediante inmersión en nitrógeno líquido sobreenfriado, y transferidas mediante una unidad de transferencia en vacío a la cámara de preparación de las muestras, que se encuentra a -180°C , donde fueron fracturadas. Es muy importante que transcurra el menor tiempo posible entre la fijación de las muestras al portamuestras y la congelación de las mismas para evitar fenómenos de deshidratación que alteren el estudio que se quiere realizar.

- Después, las muestras pasaron directamente a través de una válvula de vacío hacia la cámara del microscopio de barrido Zeiss 960 donde fueron parcialmente sublimadas en alto vacío (10^{-6} torr) a -90°C durante dos minutos.

De esta manera se hace descender un poco el nivel de agua en la superficie fracturada, lo que facilita la observación del relieve de las superficies fracturadas del fotobionte y micobionte permitiendo apreciar detalles ultraestructurales.

- De nuevo las muestras fueron transferidas a la cámara de preparación para recibir una cubierta de oro tras aumentar la presión hasta 4×10^{-1} torr.

- Después del recubrimiento las muestras fueron otra vez llevadas a la cámara del microscopio donde se estudiaron y fotografiaron a -135°C y con un voltaje de aceleración de 10-15KV.

Las muestras se han observado inicialmente omitiendo el proceso de sublimación a -90°C . A continuación las muestras fueron refracturadas y realizada la sublimación parcial antes de volver a poner la cubierta de oro. Esto se ha hecho así porque la localización del agua en el interior del talo liquénico no es homogénea, sino que en unas zonas se acumula más cantidad que en otras. Por tanto con el proceso de sublimación mientras que en unas zonas sólo se está bajando el nivel de agua de la fractura para ver mejor la superficie de las estructuras, en otras, si el nivel de agua es bajo, con la sublimación se puede eliminar toda y no verse. Por ello, la comparación de

muestras antes y después de llevar a cabo la sublimación da una idea más completa de la localización y distribución del agua en el talo, además de facilitar la identificación y localización de polisacáridos extracelulares del hongo. Las muestras sin sublimar se consideran totalmente hidratadas, y las sublimadas se denominan parcialmente deshidratadas (Beckett & Read, 1986).

En general, en el caso de las muestras de *T. lacunosus* se ha intentado realizar la primera fractura un poco por debajo de las ramificaciones terminales y en las de *R. bourgeana* por debajo del ápice, al principio de la zona media de la lacinia.

La preparación de las muestras en la Universidad de Bristol presentó algunas diferencias respecto a los pasos explicados debido a que no se utilizó el mismo sistema:

- Las muestras no fueron fijadas mecánicamente al portamuestras, sino sólo por medio de un pegamento formado a base de una mezcla de agua y metilcelulosa.

Además, dado que el sistema cryotrans Emscope SP2000 presenta separadas la cámara de preparación de las muestras y la cámara del microscopio, es necesario utilizar portamuestras más grandes para que conserven mejor el frío y no se calienten en las transferencias de la cámara de preparación a la del microscopio y viceversa. Como consecuencia, las muestras inicialmente utilizadas fueron más grandes que las empleadas en el sistema anteriormente descrito.

Este sistema tiene la ventaja de que al poder utilizar muestras más grandes y evitar la fijación mecánica al portamuestras se evita el daño mecánico que puede sufrir la muestra, y la posibilidad de que la presión mecánica provoque la aparición de agua extracelular intratalina que en realidad no se encontraría de esa forma. Sin embargo tiene el inconveniente de que al ser portamuestras más grandes la congelación no es tan rápida y cabe la posibilidad de que los cristales de hielo rompan la muestra (si bien este fenómeno no se ha observado durante la realización de este trabajo).

- El tiempo durante el cual se llevaba a cabo la sublimación de las muestras fue de aproximadamente diez minutos en vez de dos, ya que el sistema Emscope tarda más que el sistema Oxford en alcanzar la T^a de sublimación (que para este sistema se encuentra alrededor de -65°C).

RESULTADOS.

La mejor forma de detectar la presencia de agua en las distintas zonas del talo liquénico es observar las muestras antes y después de ser sometidas al proceso de sublimación. Durante este proceso se sublima parte del agua helada de las muestras, por ello la comparación de éstas antes y después de sublimarlas facilita la identificación de los lugares en los que se localiza el agua. Además, cuando las muestras son sublimadas, los solutos que estaban disueltos en el agua precipitan y forman una estructura característica con forma de red, (como la que se muestra señalada con una flecha en la figura 97c), o de líneas más o menos paralelas como la que se observa en la superficie de la figura 89b. Estas estructuras se denominan estructuras eutécticas.

TELOSCHISTES LACUNOSUS.

7.1.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA ALTOS CONTENIDOS HÍDRICOS.

Para realizar este estudio se han observado diez muestras diferentes pertenecientes a 5 talos distintos. Los contenidos hídricos de las muestras estudiadas han oscilado entre un 230 % p.s. y un 300 % p.s. En general la localización del agua de las muestras se ha encontrado a los siguientes niveles:

Como se puede observar en las figuras 89a, 90a, 92a, 92b, 93a, 96a y 96b, en las muestras que no han sido sometidas al proceso de sublimación se ha observado la presencia de una capa de agua helada superficial que rodea a los talos. El grosor de esta capa ha variado de unas muestras a otras pero en general ha resultado ser una capa

bastante gruesa que cubre por completo el epicórtex y a los pelos que hay en la superficie del liquen.

En las muestras que se han sometido al proceso de sublimación, se ha hecho descender el nivel de la capa de hielo superficial, de tal forma que en muchas ocasiones comienzan a manifestarse el epicórtex y los pelos existentes en la superficie de este liquen (figuras 89a y 97c). Si bien, dependiendo del tiempo que dure el proceso de sublimación se sublima más o menos cantidad de hielo de la muestra. Por ello, si este proceso se lleva a cabo durante poco tiempo (dos minutos), como en la figura 98a, frente a casi diez minutos como en la figura 97c, la capa de agua helada superficial todavía puede cubrir los pelos y el epicórtex.

Por tanto las muestras de *T. lacunosus* en su estado de máxima hidratación presentan una gruesa capa de agua que rodea al talo en su totalidad.

La capa cortical de talos hidratados también acumula gran cantidad de agua. El aspecto de esta capa es muy parecido tanto si se consideran las muestras que no han sido sometidas al proceso de sublimación, como si se observan las mismas muestras tras haber sido sometidas a dicho proceso. Las figuras 90a, 90b, 92b, 92c, 93b y 94a muestran el aspecto de la capa cortical en distintas fracturas realizadas sobre muestras de *T. lacunosus*. Las hifas fúngicas que la forman están turgentes, y en aquellas que han quedado transversalmente seccionadas se observa el contenido citoplasmático. Además, en muestras sometidas al proceso de sublimación, es posible observar en el citoplasma de algunas de las hifas la presencia de las estructuras eutécticas que originan los solutos al precipitar durante el proceso de sublimación del agua helada en la que se encontraban disueltos (indicado con flechas en las figuras 90b y 95d). También, tanto en las muestras sublimadas como en las que no han sido sometidas a dicho proceso, las gruesas paredes gelatinosas que unen unas hifas con otras presentan un aspecto liso y suave en comparación al aspecto rugoso que, como se muestra en el apartado 4 de esta sección, presentan dichas paredes en las muestras deshidratadas.

A nivel de capa algal e hifas fúngicas medulares se han observado variaciones entre unas muestras y otras. Cuando se observan las imágenes de las fracturas obtenidas a partir de muestras en las que no se ha sublimado el agua helada, se encuentran algunas con gran cantidad de hielo en los espacios intercelulares de capa algal y restos medulares (89a, 94b, 95a, 96c, 96d, 97a). En estas figuras, el agua intercelular intratalina oculta las hifas fúngicas medulares y parte de las células del fotobionte. En otras muestras, como las de las figuras 93a y 93c, aparecen más huecos intercelulares llenos de aire en vez de hielo, aunque todavía se detecta bastante agua intercelular. Por último, se han encontrado también algunas fracturas, con aspecto tridimensional y por tanto mayor cantidad de espacios intercelulares libres de agua (figura 92a). Pero incluso en estas muestras las paredes de células algales y de hifas fúngicas han aparecido recubiertas de una fina capa de hielo como se observa en las figuras 92d, 92e, 92f y 92g. Esto indica que hay agua localizada a nivel de la superficie de la pared de algas y hongos.

Tras refracturar y sublimar el hielo de las muestras mostradas en las imágenes 89a, 91a, 96c y 96d, se obtuvieron las imágenes mostradas en las figuras 89b, 91b, 97d y 97e respectivamente. Las figuras 95a y 97a son imágenes de una fractura en la que no se ha sublimado el hielo, pero tampoco se ha puesto la cubierta de oro. De esta forma esa misma fractura pudo ser sometida al proceso de sublimación, obteniéndose las imágenes de las figuras 95b y 97b. Las figuras 95c y 95d son imágenes ampliadas de la 95b.

Cuando se comparan las muestras sublimadas con las muestras no sublimadas lo primero que llama la atención es el aspecto más tridimensional que adquiere la fractura después de haber sido sublimada. En las muestras que no han sido sometidas a sublimación se observa una fractura plana y carente de relieve en la que resulta complicado determinar los límites de la célula algal o fúngica, mientras que en las muestras sublimadas las estructuras celulares quedan perfectamente delimitadas. Esto es debido a que en el proceso de sublimación se está eliminando parte del agua helada que

se encontraba localizada en los huecos intercelulares, a nivel de las paredes de algas y hongos, y también en el citoplasma de las células fúngicas y algales.

También, en las figuras 89b, 95b y 95c, se observa en la capa algal y medular la presencia de las estructuras eutécticas constituidas por los solutos que estaban disueltos en el agua helada y que han quedado precipitados cuando ésta se ha eliminado durante el proceso de sublimación (indicado con flechas). En estas muestras sublimadas se ha perdido la fina capa de hielo que se encontraba recubriendo las paredes de las células algales e hifas fúngicas mostrada en la figura 92.

Cuando se compara la figura 89a con la 89b, y la 95a con la 95b destaca la presencia de gran cantidad de hielo intercelular a nivel de la capa algal y restos medulares de las fracturas que no han sido sometidas al proceso de sublimación, lo cual origina las fracturas carentes de relieve que se muestran en las figuras 89a y 95a. Tras el proceso de sublimación se detecta la pérdida de hielo a nivel intercelular por la aparición de gran cantidad de espacios intercelulares que no se observaban en las muestras no sublimadas y que dan un aspecto tridimensional a la fractura. Además, tras el proceso de sublimación aparecen restos medulares que en la muestra sin sublimar quedaban ocultos por bloques de hielo, y que ahora aparecen recubiertos por las estructuras eutécticas (flechas) que forman los solutos que estaban disueltos en el hielo cuando éste es sublimado y quedan precipitados.

La presencia de las estructuras eutécticas en las muestras sublimadas ayuda a localizar la existencia de agua intercelular intratalina, sobre todo cuando la muestra no se ha observado antes de llevar a cabo el proceso de sublimación. De todas formas hay que tener en cuenta que la ausencia de estos solutos precipitados tras la sublimación del hielo de la muestra no es del todo indicativa de que no hubiera agua helada antes de la sublimación. En las figuras 97a y 97b se compara una misma fractura antes y después de ser sometida al proceso de sublimación. En la figura 97a se observa una gran cantidad de agua helada en capa algal así como un bloque de hielo por debajo de ella. En cambio en la figura 97b, tras sublimar el hielo, no se observa por debajo de la capa

algal ni entre las células algales la presencia de estructuras eutécticas. Esto es debido a que si el agua es muy pura, cuando ésta se elimina durante el proceso de sublimación, no deja ningún resto indicando que estaba allí antes de la sublimación. Por ello, para un entendimiento más completo acerca de la localización del agua en el talo es conveniente observar las muestras antes y después de someterlas al proceso de sublimación.

En las figuras 98a y 98b se observa la fractura de una muestra tras ser sometida al proceso de sublimación durante menos tiempo que las otras muestras presentadas en las distintas figuras. Se sigue detectando una gran cantidad de agua intercelular, sobre todo por debajo de la capa algal.

Como ya se ha indicado cuando se explicó la morfología de este liquen en el capítulo VI de esta Tesis, las lacinias son planas y con los bordes curvados de forma que éstos en algunas zonas de las lacinias llegan a unirse dejando una estructura circular cerrada. En otras zonas, sólo uno de los bordes se curva hasta unirse con la cara superior de la lacinia. La figura 96a muestra una sección de un talo que no ha sido sometido al proceso de sublimación del hielo. Se observa que la mitad de la estructura queda abierta, mientras que la otra mitad ha quedado cerrada por recurvamiento de uno de los bordes hasta unirse con la cara superior. Es llamativo el hecho de que en la mitad abierta, la capa de hielo superficial penetra en el interior de la estructura dejando cubiertas de agua a las hifas medulares y parte de las células algales, mientras que en la mitad cerrada de la sección no penetra la capa superficial de agua y se observan muchos más huecos intercelulares llenos de aire a nivel de la capa algal y restos medulares. En esta zona cerrada de la sección, las algas y hongos han presentando las paredes totalmente cubiertas de hielo, además de existir agua intercelular aunque en cantidades menores que en la zona abierta de la sección.

En muestras no sometidas al proceso de sublimación, las hifas fúngicas medulares suelen presentar sus paredes recubiertas de una capa de hielo, lo cual dificulta la observación de cristales en su superficie. En cambio, cuando se han

estudiado muestras que han sido sometidas al proceso de sublimación, en algunos casos las paredes de las hifas han aparecido desnudas, mientras que en otras hifas se han encontrado cristales con forma de prisma (posiblemente de Calcio) en su superficie (figura 99, flechas).

En las distintas figuras que se han mostrado es destacable el hecho de que las células algales se encuentran turgentes y redondas, por tanto llenas de agua, al igual que las hifas fúngicas medulares.

Por tanto el agua se ha localizado:

- * a nivel superficial
- * en capa cortical
- * en huecos intercelulares existentes entre las algas e hifas fúngicas medulares
- * envolviendo las paredes de algas y hongos
- * en el interior de algas y hongos.

Figura 89. (Página 423). Aspecto que muestra la fractura de una lacinia de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM tras ser hidratada hasta saturación. (a) Muestra que no ha sido sometida al proceso de sublimación. Las flechas señalan bloques de hielo que ocupan los espacios intercelulares intratalinos. (b) Misma muestra refracturada y sometida al proceso de sublimación. Se observa el cambio de aspecto de la capa de hielo superficial que ha pasado de ser un bloque compacto a formar estructuras eutécticas. Las flechas señalan estructuras eutécticas presentes en la capa algal. En ambas fotos: h.s.: capa de hielo superficial; c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal. Escala = 45 μm .

89

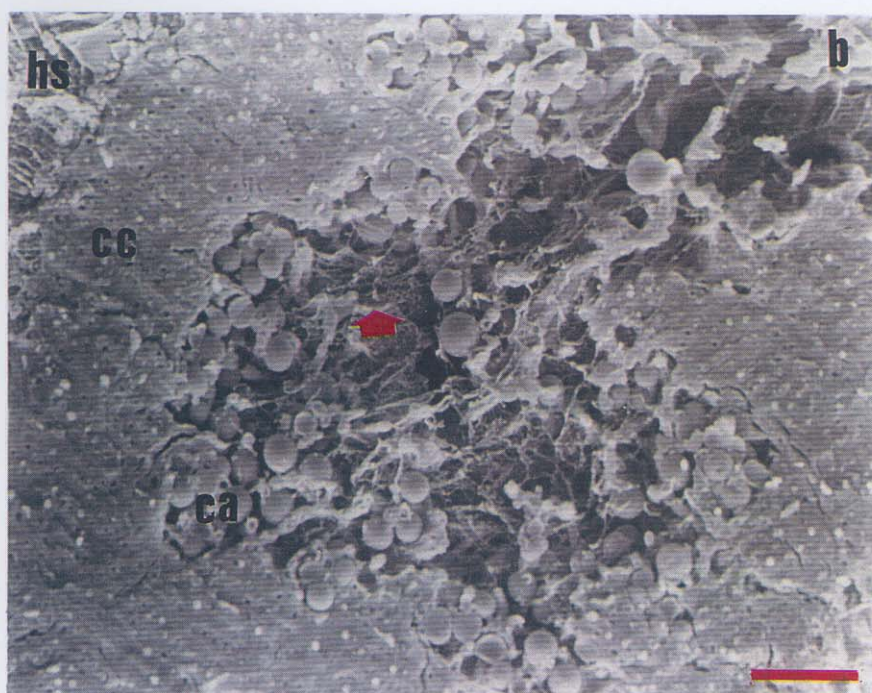
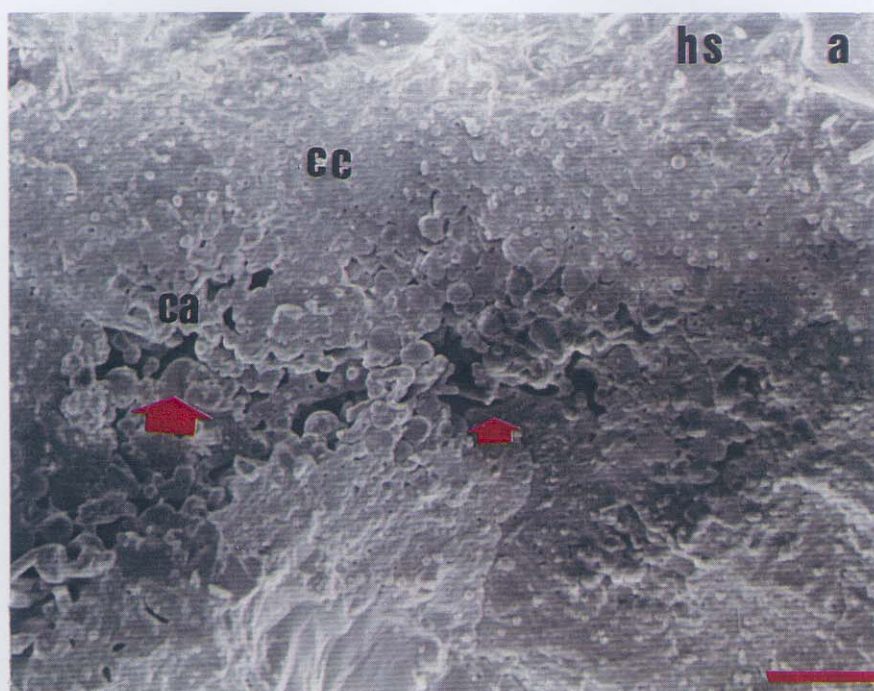


Figura 90. (Página 425). (a) Detalle de la fractura mostrada en la figura 89a. Gruesa capa de hielo superficial (h.s.), y estructura de la capa cortical (c.c.). (b) Detalle de la capa cortical de la fractura mostrada en la figura 89b. Las flechas muestran estructuras eutécticas que se han formado en el interior de los citoplasmas de las hifas fúngicas durante el proceso de sublimación. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala: a = 20 μm ; b = 10 μm .

Figura 91. (Página 425). (a) Detalle de la capa algal mostrada en la imagen 89a. (b) Detalle de la capa algal mostrada en la figura 89b. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala = 10 μm .

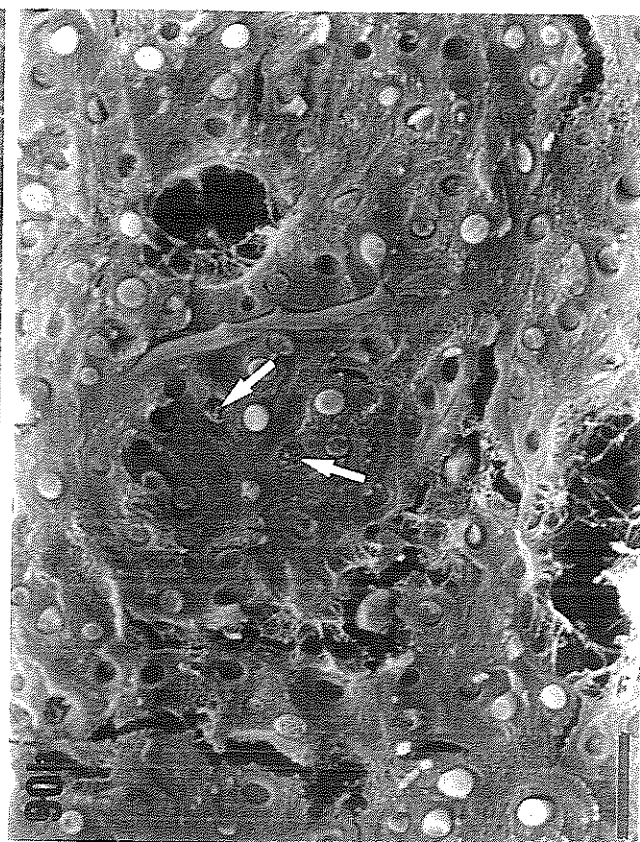
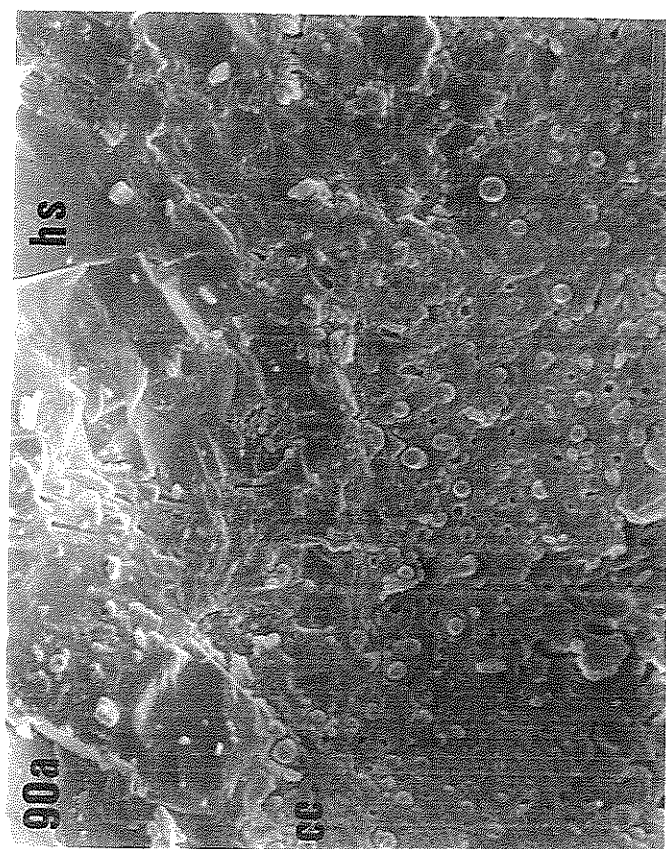
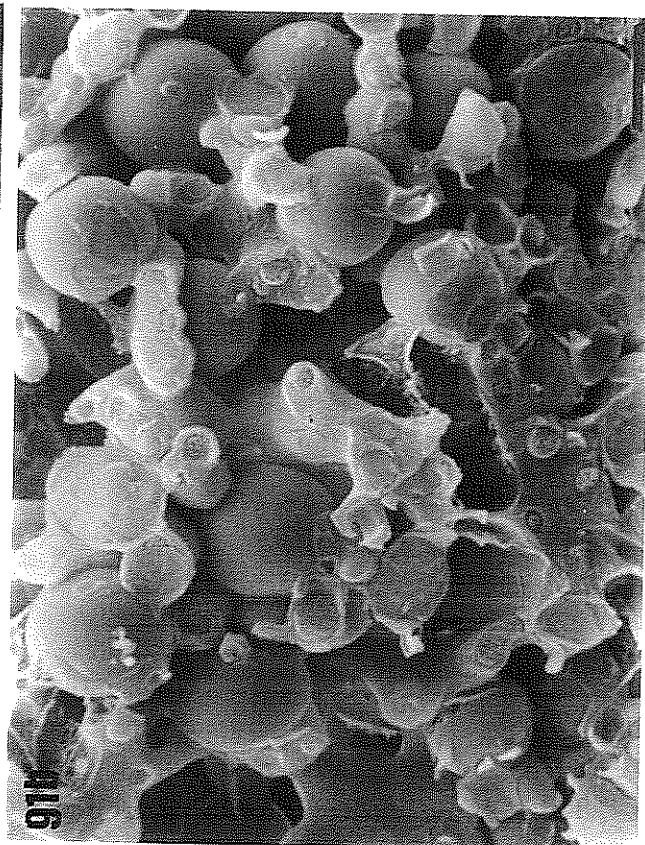
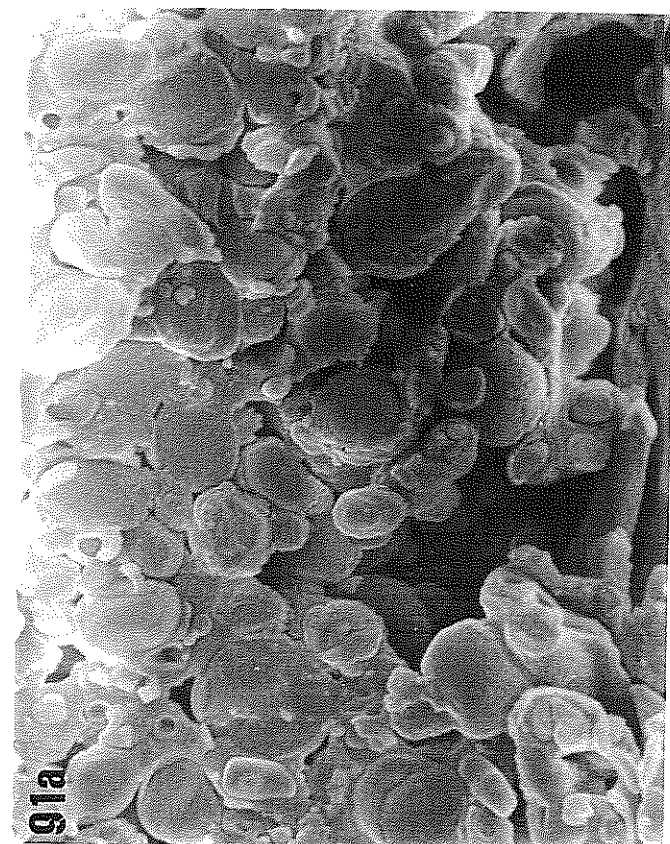


Figura 92. (Páginas 428 y 429).

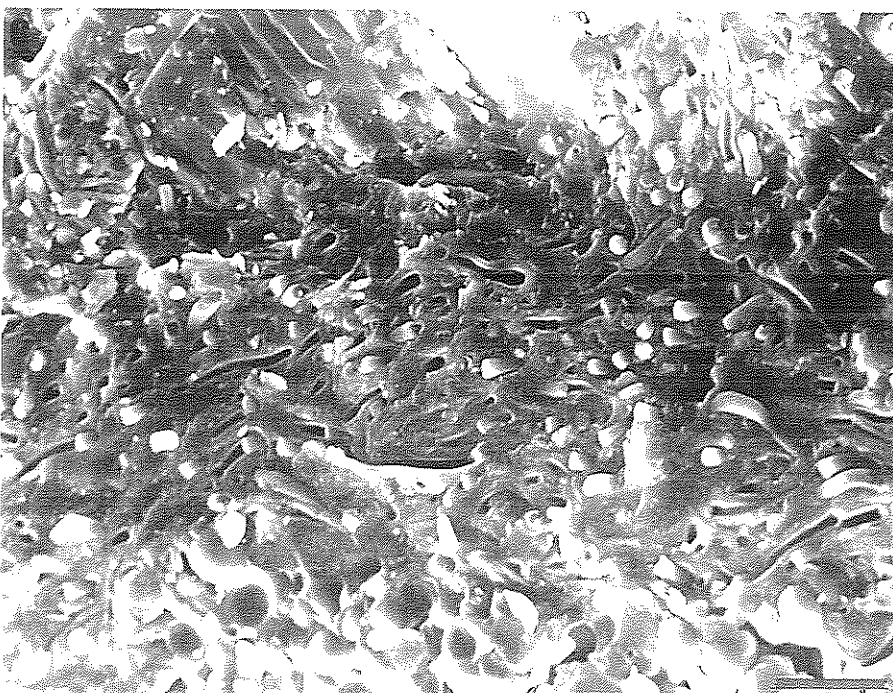
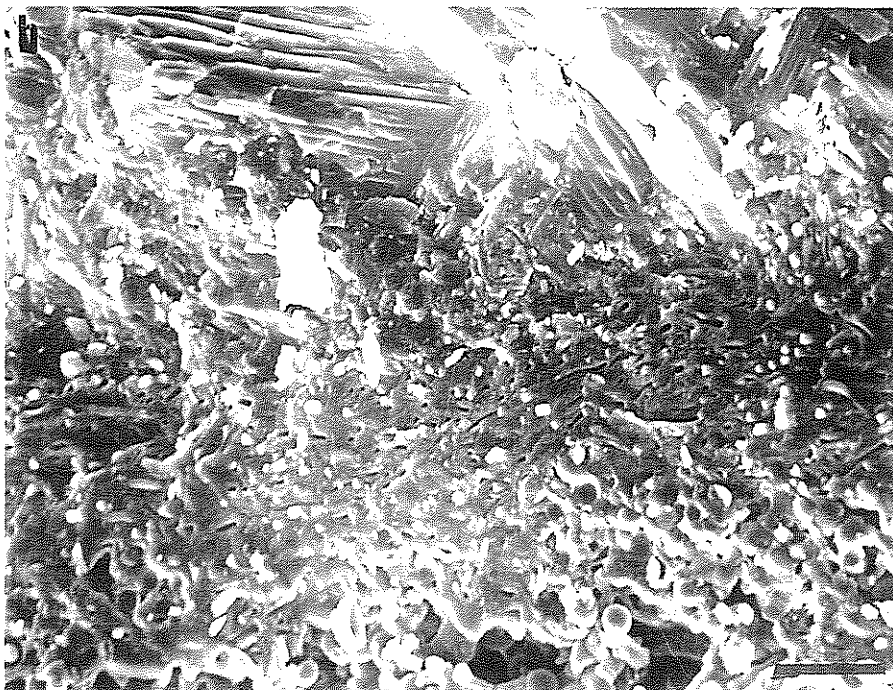
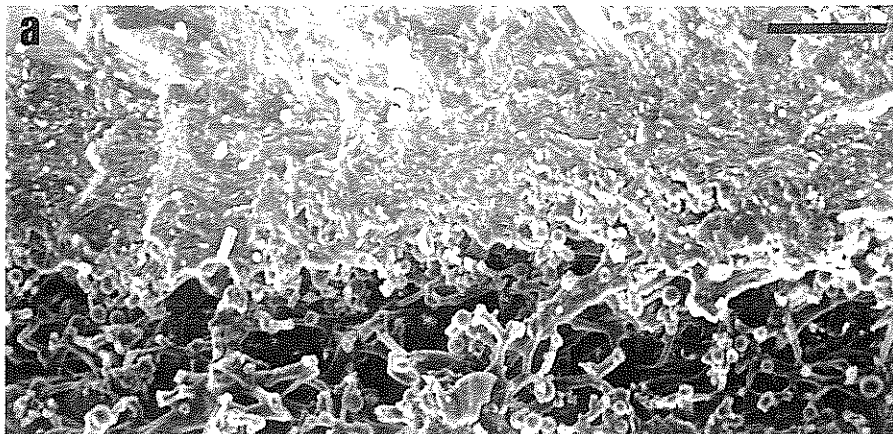
- (a) Aspecto que muestra la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM en estado de máxima hidratación. Esta imagen ha sido tomada a partir de una sección procedente del mismo talo que la sección de la figura 89a aunque de una lacinia diferente. Es una muestra que no ha sido sometida al proceso de sublimación. Destaca la capa de hielo superficial, así como la mayor cantidad de espacios intercelulares libres de hielo a nivel de la capa algal y medular en relación a la imagen de la figura 89a. Escala = 85 μm .
 - (b) y (c) Detalles de la capa de hielo superficial y de la estructura de la capa cortical de la fractura mostrada en la figura 92a. Escala: b = 45 μm ; c = 20 μm .
 - (d) y (e) Detalles de la estructura y localización del agua en la capa algal e hifas medulares de la fractura observada en la figura 92a. Se detecta la presencia de una capa de hielo que envuelve a las hifas medulares y a las células algales (flechas). En la foto d las estrellas se encuentran situadas sobre bloques de hielo que ocupan los espacios intercelulares. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala: d = 20 μm ; e = 10 μm .
 - (f) y (g) Detalle de la capa de hielo que recubre las paredes de las hifas medulares y células algales. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala = 5 μm .
-

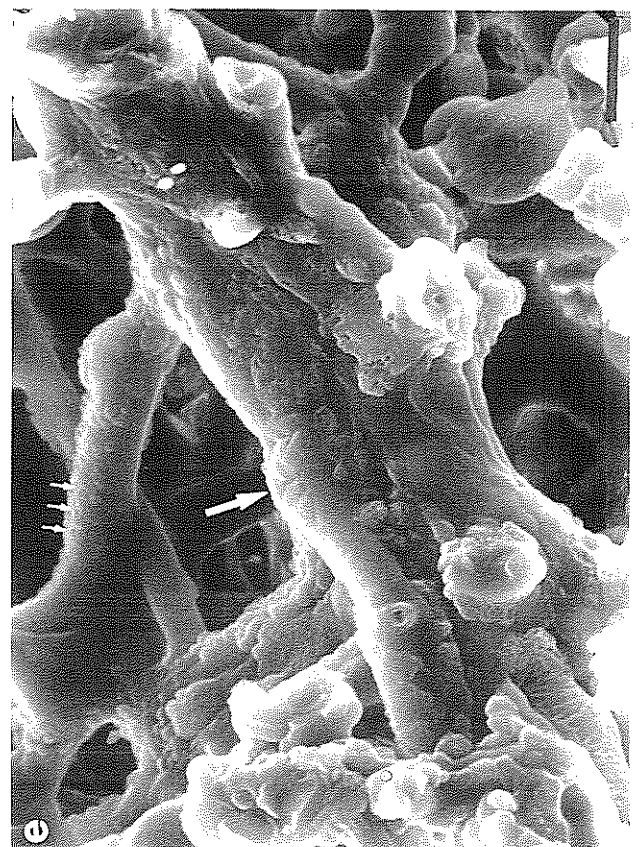
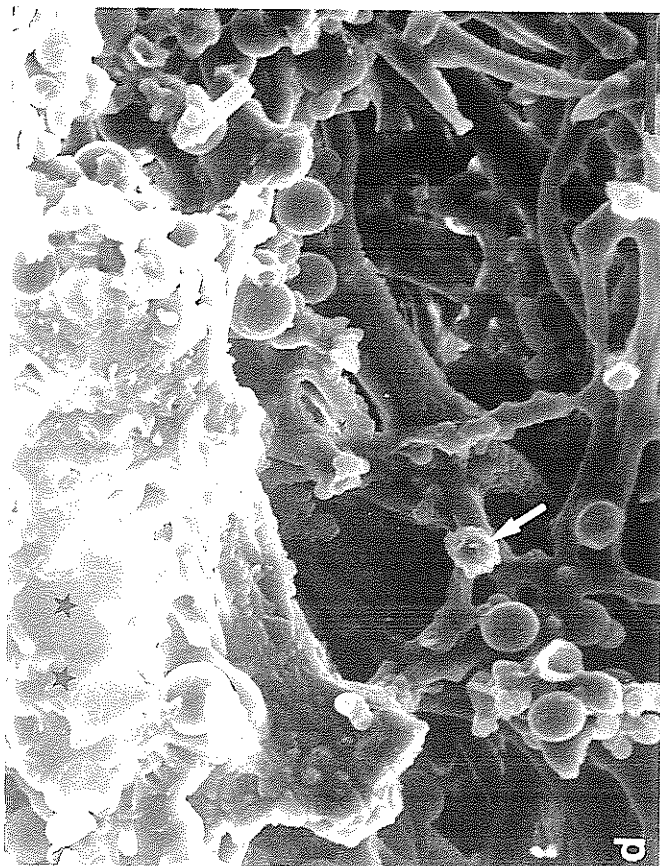
Figura 93. (Páginas 430 y 431).

- (a) Aspecto que muestra la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM en estado de máximo contenido hídrico. Esta fotografía ha sido tomada a partir de una sección procedente del mismo talo que las secciones de las figuras 89a y 92a aunque de una lacinia diferente. Esta fractura no ha sido sometida al proceso de sublimación. Aparece la capa de hielo superficial rodeando al talo (h.s.) Se detectan menos espacios intercelulares libres de hielo que en la sección de la figura 92a, aunque más que en la figura 89a. Las estrellas señalan bloques de agua intercelular y las flechas espacios intercelulares libres de hielo. Las siglas c.c. se utilizan para designar la capa cortical, mientras que las siglas c.a. se refieren a la zona del talo correspondiente a la capa algal y restos medulares.
- (b) Detalle de la capa cortical de la fractura de la imagen 93a. La estructura es similar a las mostradas en las figuras 90a, 92b y 92c. Escala = 10 μm .
- (c) Distintos detalles de las células algales e hifas medulares de la sección mostrada en la figura 93a. En algunas zonas se observa una compactación importante entre las distintas células como consecuencia de la presencia de hielo intercelular (estrellas), mientras que en otras zonas hay más espacios intercelulares libres de agua, pero aún así en esas zonas las paredes algas e hifas se encuentran recubiertas de una capa de hielo (flechas) al igual que en la figura 92f y 92g. Escala = 5 μm .

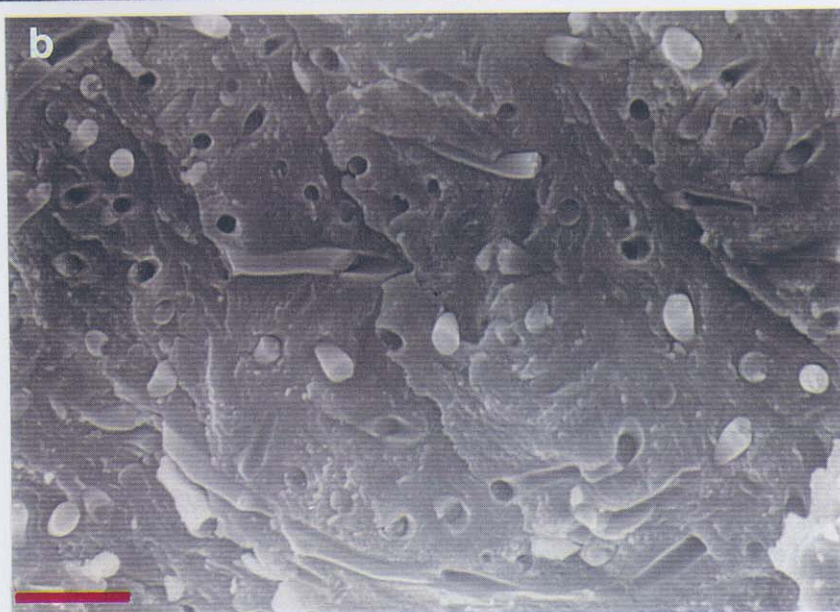
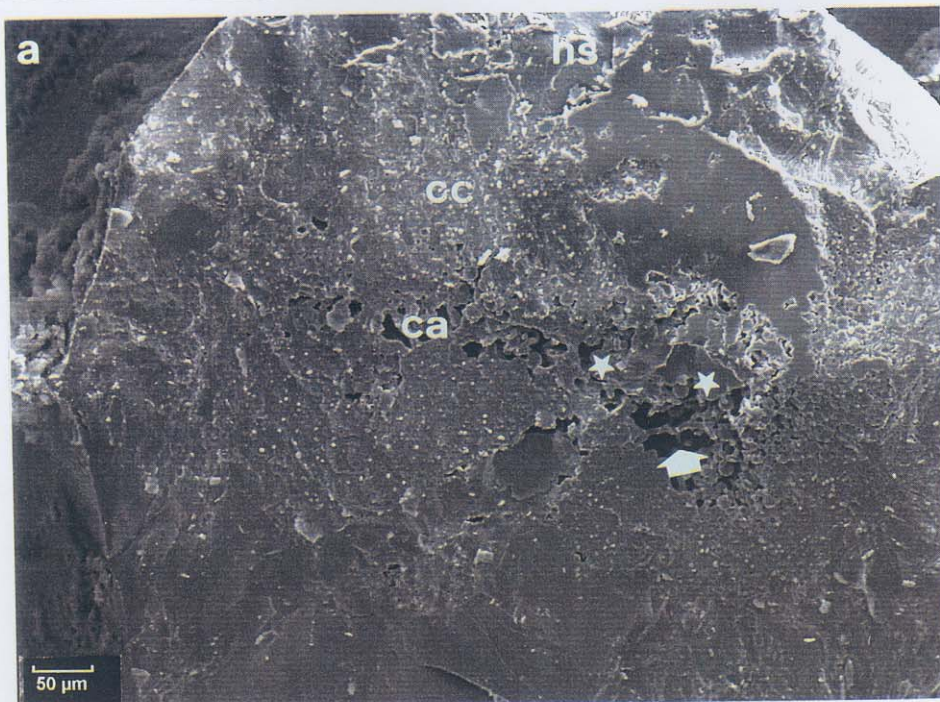
Figura 94. (Página 432). Aspecto que muestra la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM en estado de máxima hidratación. Estas fotografías han sido tomadas a partir de dos secciones procedentes del mismo talo que las secciones de las figuras 89a, 92a y 93a, aunque de lacinias diferentes. Esta fractura no ha sido sometida al proceso de sublimación. En la fotografía 94a se muestra un detalle del aspecto de la capa cortical. Asimismo se detecta menor cantidad de hielo intercelular intratalino que en la imagen 94b. c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal; Estrellas: espacios intercelulares libres de agua; Flechas: bloques de hielo en espacios intercelulares. Escala = 20 μm .

92

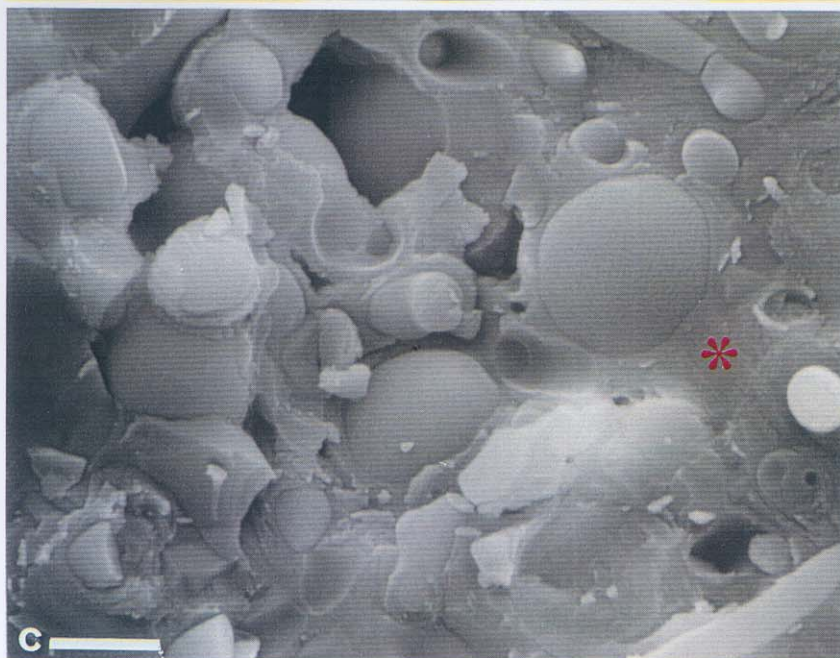
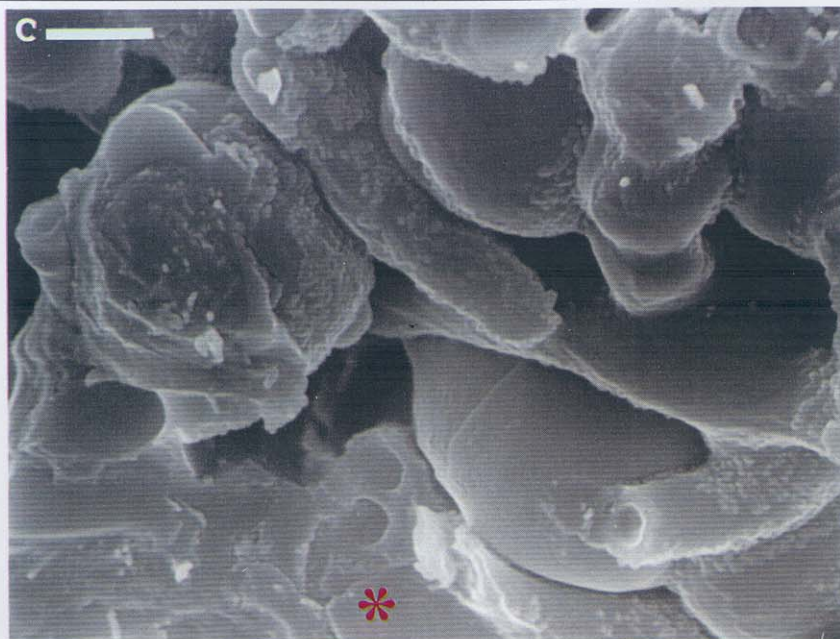




93



93



94

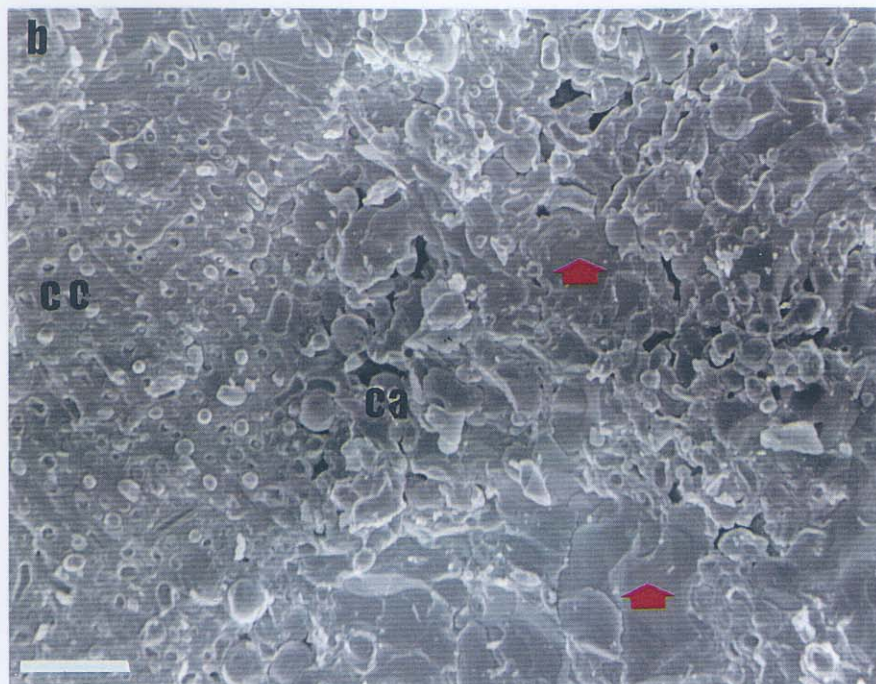
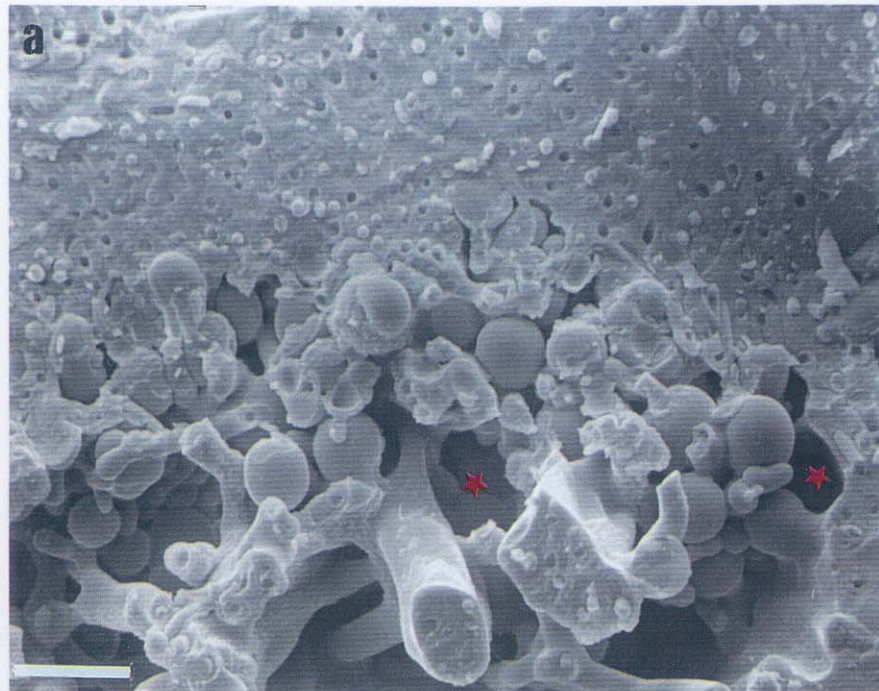


Figura 95. (Página 435). Aspecto que muestra la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM tras ser hidratada hasta saturación.

- (a) fractura que no ha sido sometida al proceso de sublimación ni cubierta con oro.
- (b) misma imagen que (a) tras el proceso de sublimación y recubrimiento con oro.

Las dos imágenes proceden del mismo talo que las imágenes de todas las figuras anteriores aunque de lacinias distintas. En ambas c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal. En la foto (a) la letra H se ha colocado sobre bloques de hielo que se corresponden con las estructuras eutécticas señaladas con flechas en la foto (b). (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala = 20 μm .

- (c) y (d) Detalles de la imagen 95b. En la fotografía (c) las estrellas señalan estructuras eutécticas localizadas a nivel de la capa algal y restos medulares. En la fotografía (d) las flechas señalan estructuras eutécticas localizadas en los citoplasmas de las hifas corticales. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala = 10 μm .

Figura 96. (Página 436).

- (a) Aspecto que muestra la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM en estado de máximo contenido hídrico. Estas fotografías han sido tomadas a partir de una sección procedente de un talo distinto al utilizado para obtener las secciones de las figuras anteriores. h.s.: capa de hielo superficial; c.c.: capa cortical. Escala = 160 μm .
 - (b) Detalle de la parte de la estructura de la sección anterior en la que se observa como la capa de hielo superficial penetra hacia el interior del liquen. h.s.: capa de hielo superficial; c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal. Escala = 85 μm .
 - (c) y (d) Detalles de la imagen 96a. En la fotografía (c): c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal; las flechas señalan bloques de hielo localizados en espacios intercelulares intratalinos. Escala: c = 20 μm ; d = 10 μm .
-

Figura 97. (Páginas 437 y 438). Aspecto que muestra la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM en estado de máxima hidratación.

- (a) Fractura que no ha sido sometida al proceso de sublimación ni cubierta con oro.
- (b) Misma fractura que (a) tras el proceso de sublimación y recubrimiento con oro.

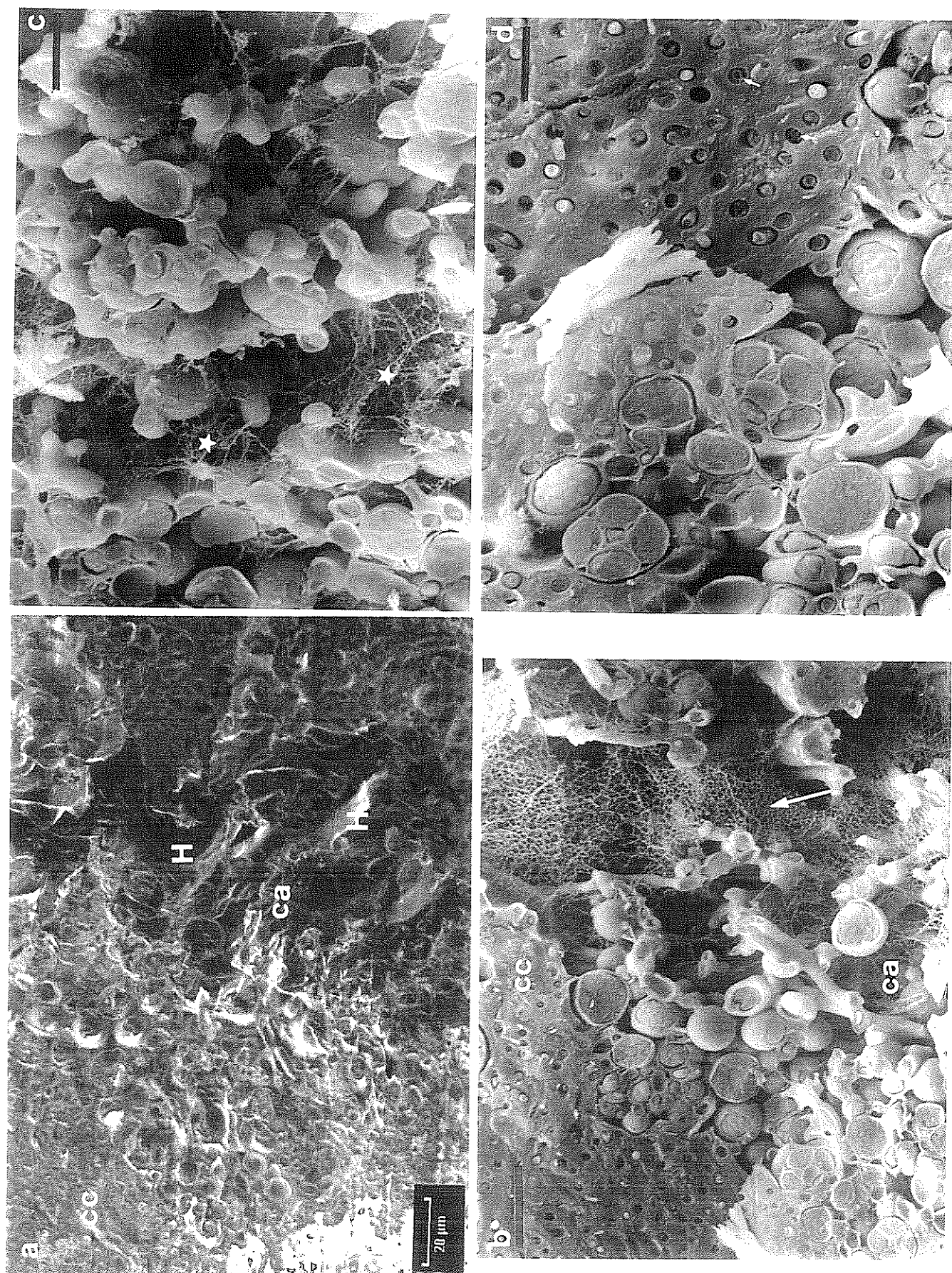
Las dos imágenes proceden del mismo talo que las imágenes de la figura 96 aunque de lacinias distintas. c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal. En la foto (a) la letra H se ha situado sobre un bloque de hielo que en la foto (b) ha desaparecido tras el proceso de sublimación dejando al descubierto un grupo de hifas fúngicas (h.f.).

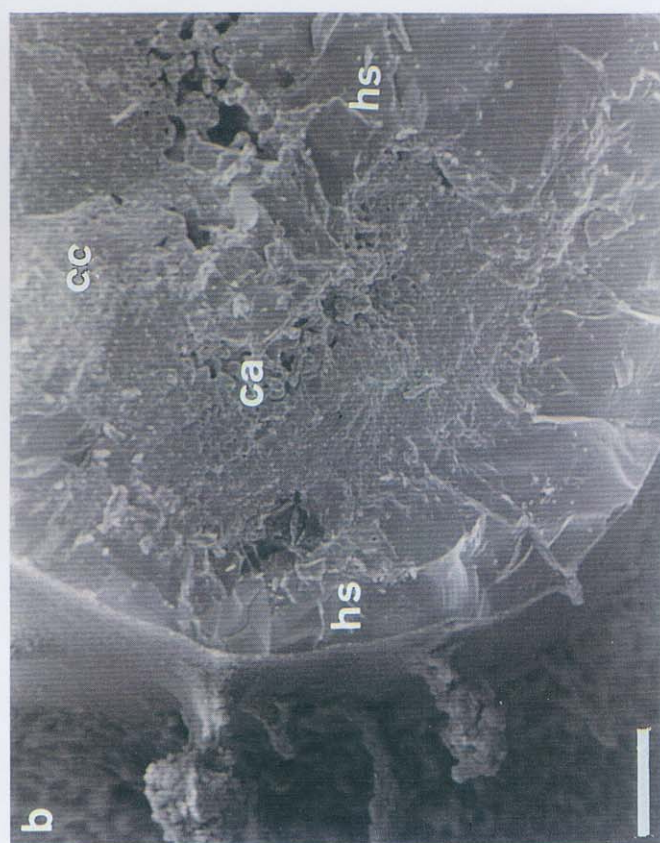
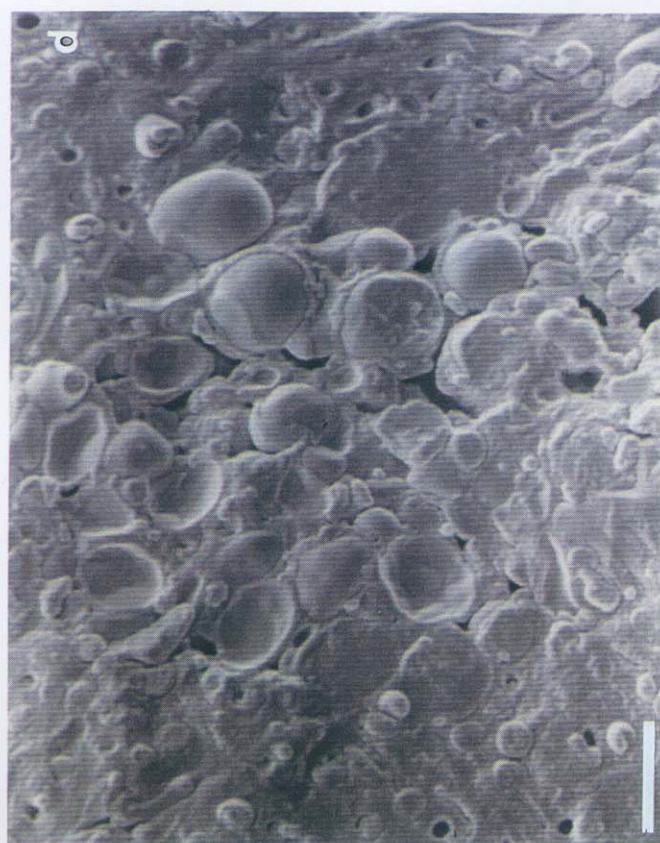
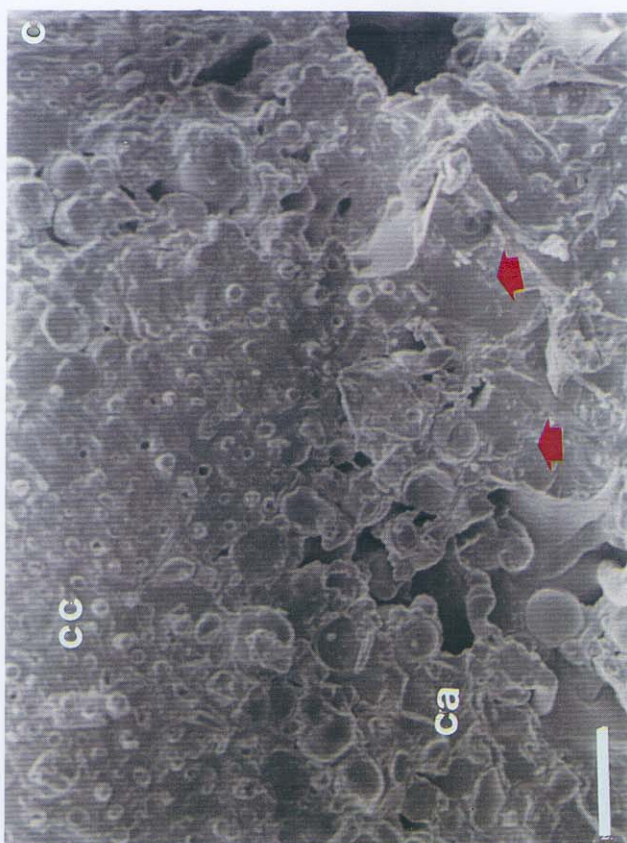
- (c) Detalle de la imagen 97b en el que se observa el aspecto que adquiere la capa de hielo superficial tras someter a la muestra al proceso de sublimación (flechas). El epicórtex (e.p.) queda al descubierto. c.c.: capa cortical. Escala = 10 μ m.

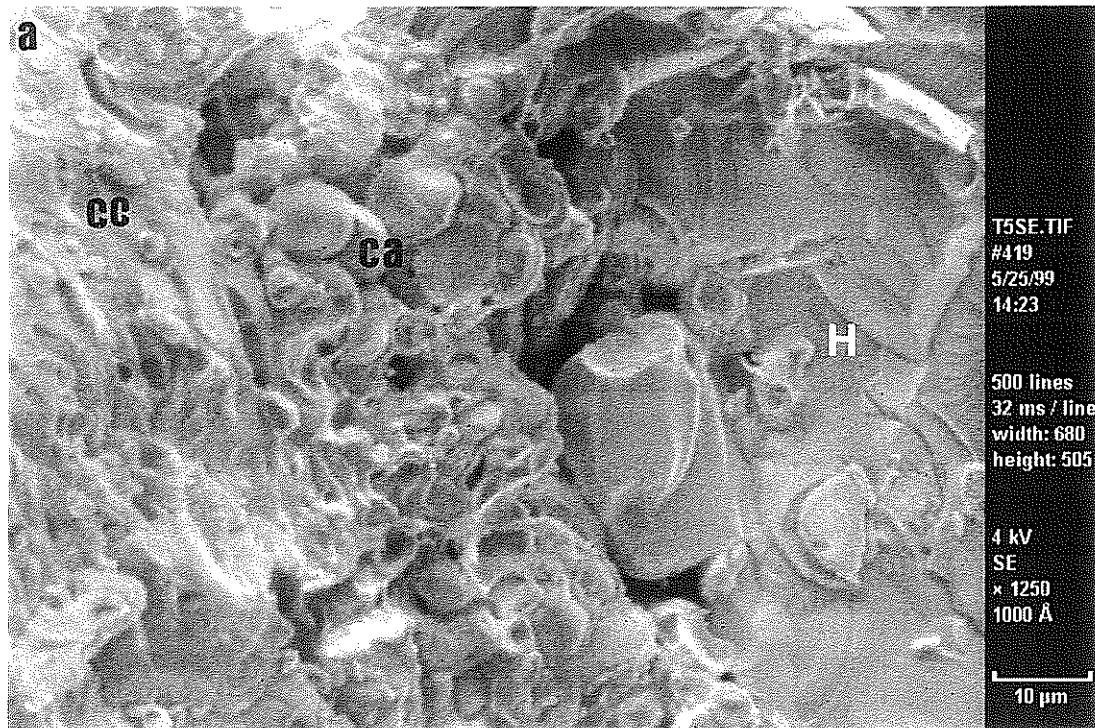
- (d) y (e) Distintos detalles de la imagen 97b en los que se muestra el aspecto que toma la estructura del talo y la localización del agua en la muestra tras someterla al proceso de sublimación. La comparación de estas imágenes con las imágenes 96c y 96d hace posible determinar la presencia de agua intercelular en las primeras. Todo aquello que ha desaparecido entre las imágenes 96c y 96d y las 97d y 97e era agua intercelular. Escala: d = 20 μ m; e = 10 μ m.

Figura 98. (Página 439).

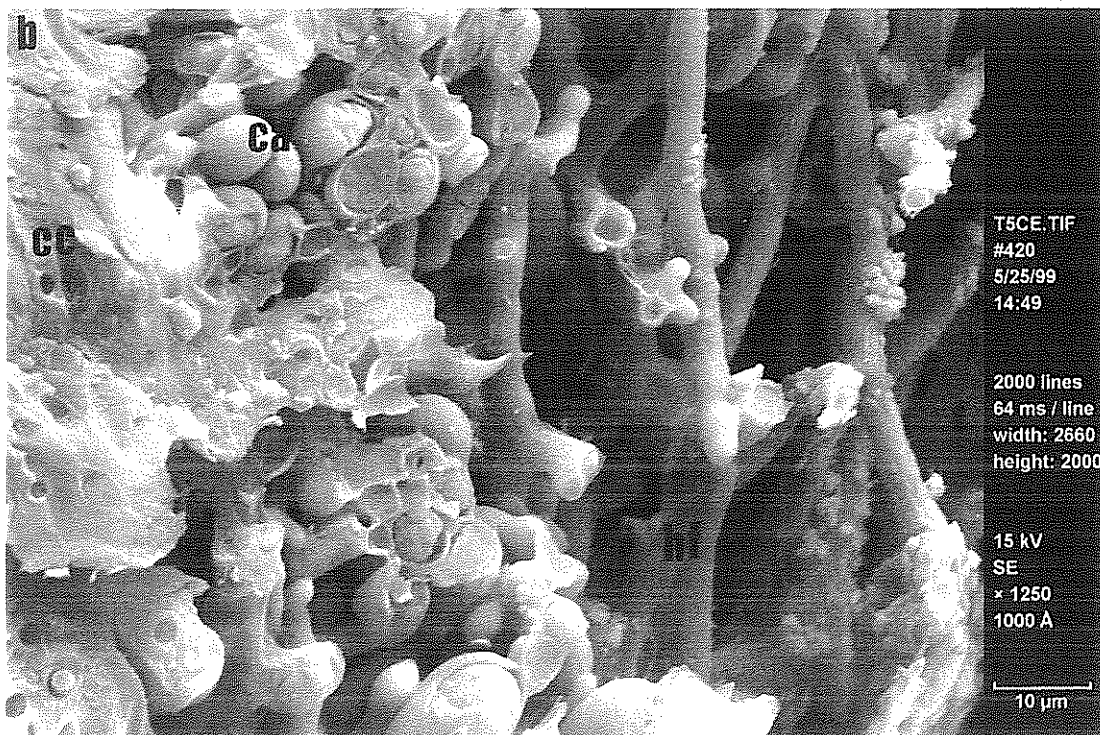
- (a) Aspecto que muestra la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM en estado de máxima hidratación. Esta fotografía ha sido tomada a partir de una sección procedente de un talo distinto al de las secciones anteriores. La muestra ha sido sometida al proceso de sublimación (aunque durante menos tiempo que las muestras anteriores) y sigue presentando gran cantidad de hielo intercelular, así como una gruesa capa de hielo superficial. h.s.: capa de hielo superficial; c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal. Las flechas señalan bloques de hielo localizados en espacios intercelulares intratalinos.
- (b) Detalle de la capa cortical (c.c.), de la capa algal (c.a.) y del hielo intercelular intratalino (H) de la imagen 98a.



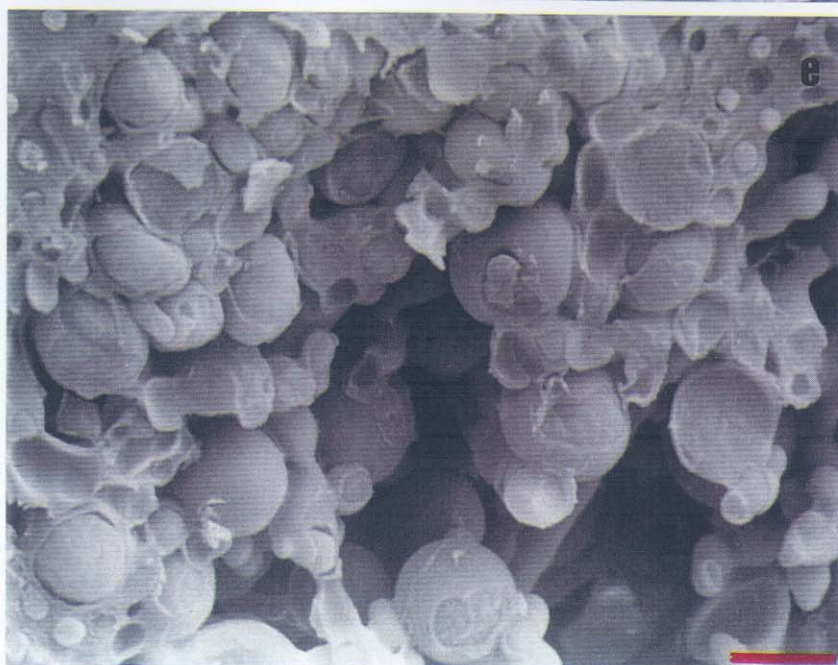
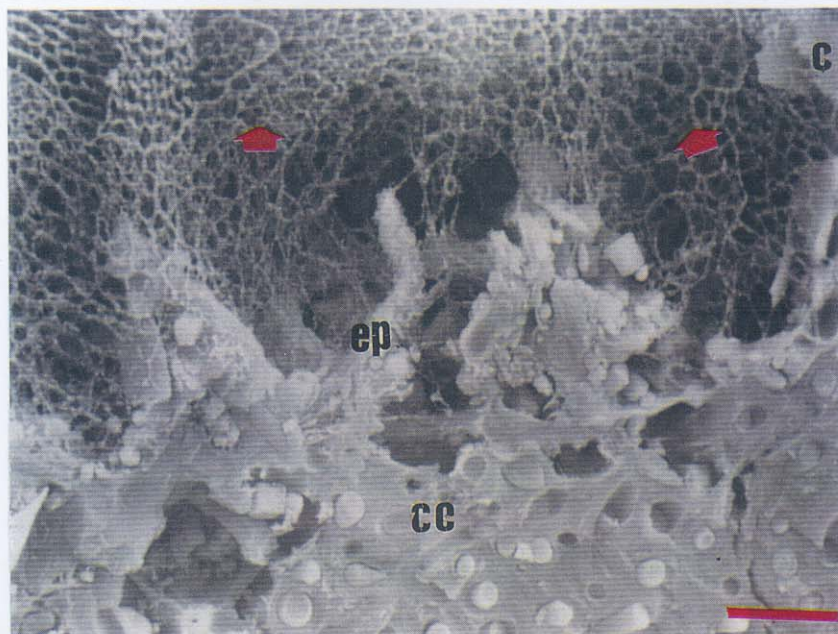




97



97



98

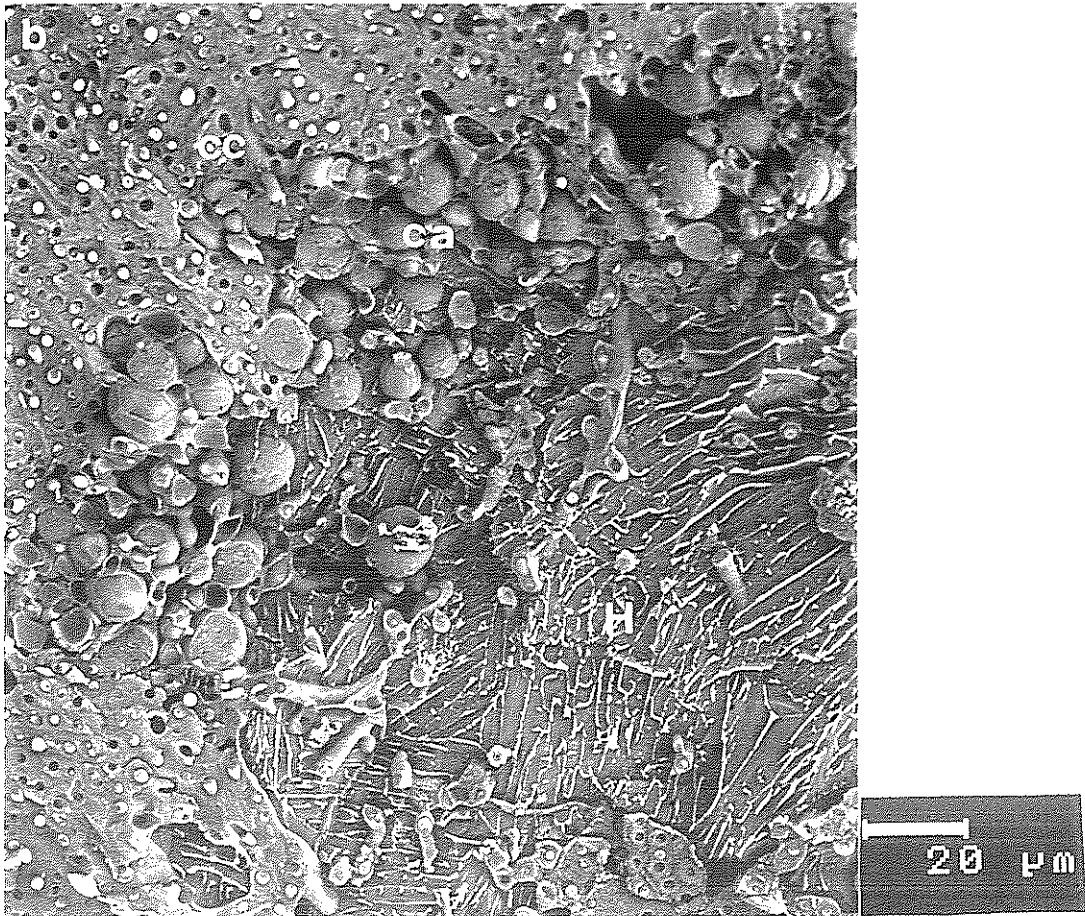
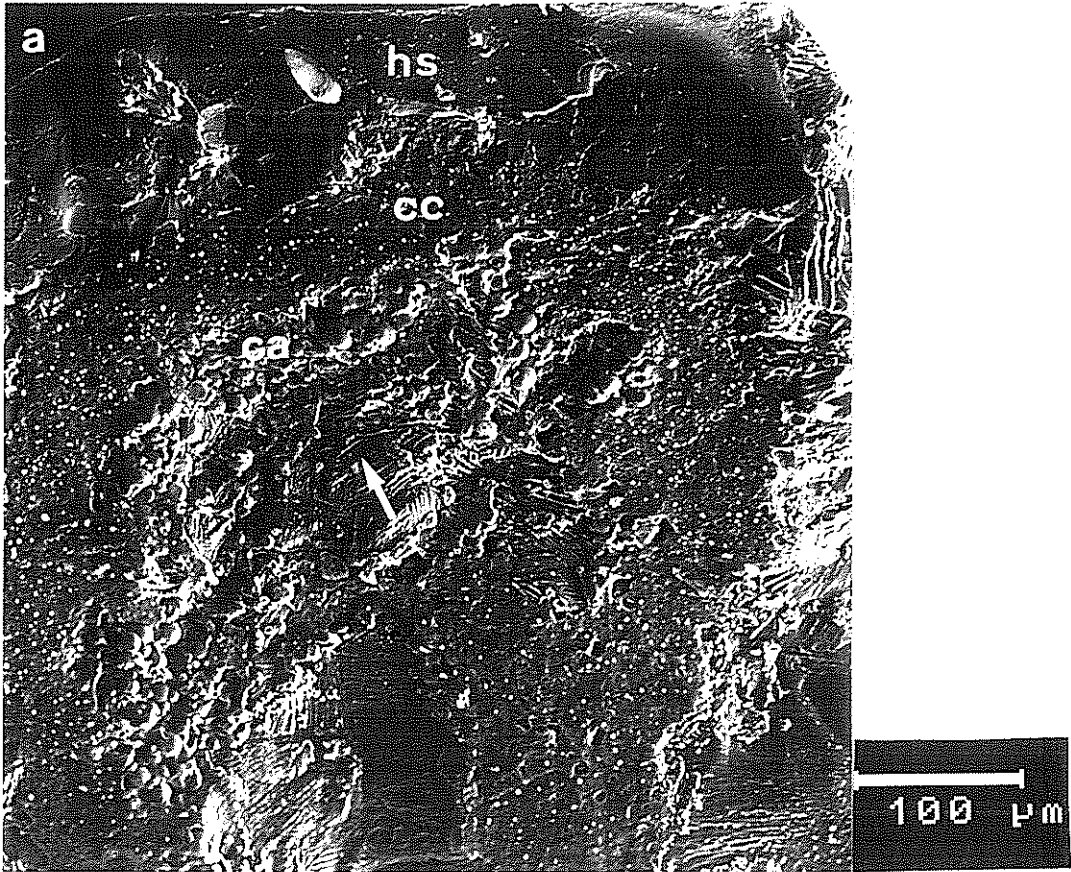


Figura 99. Hifas fúngicas de *T. lacunosus* con cristales de compuestos Calcio en su superficie (flechas). Las imágenes proceden de muestras sublimadas. Escala: foto superior = 10 μm ; foto central = 10 μm ; foto inferior = 5 μm .

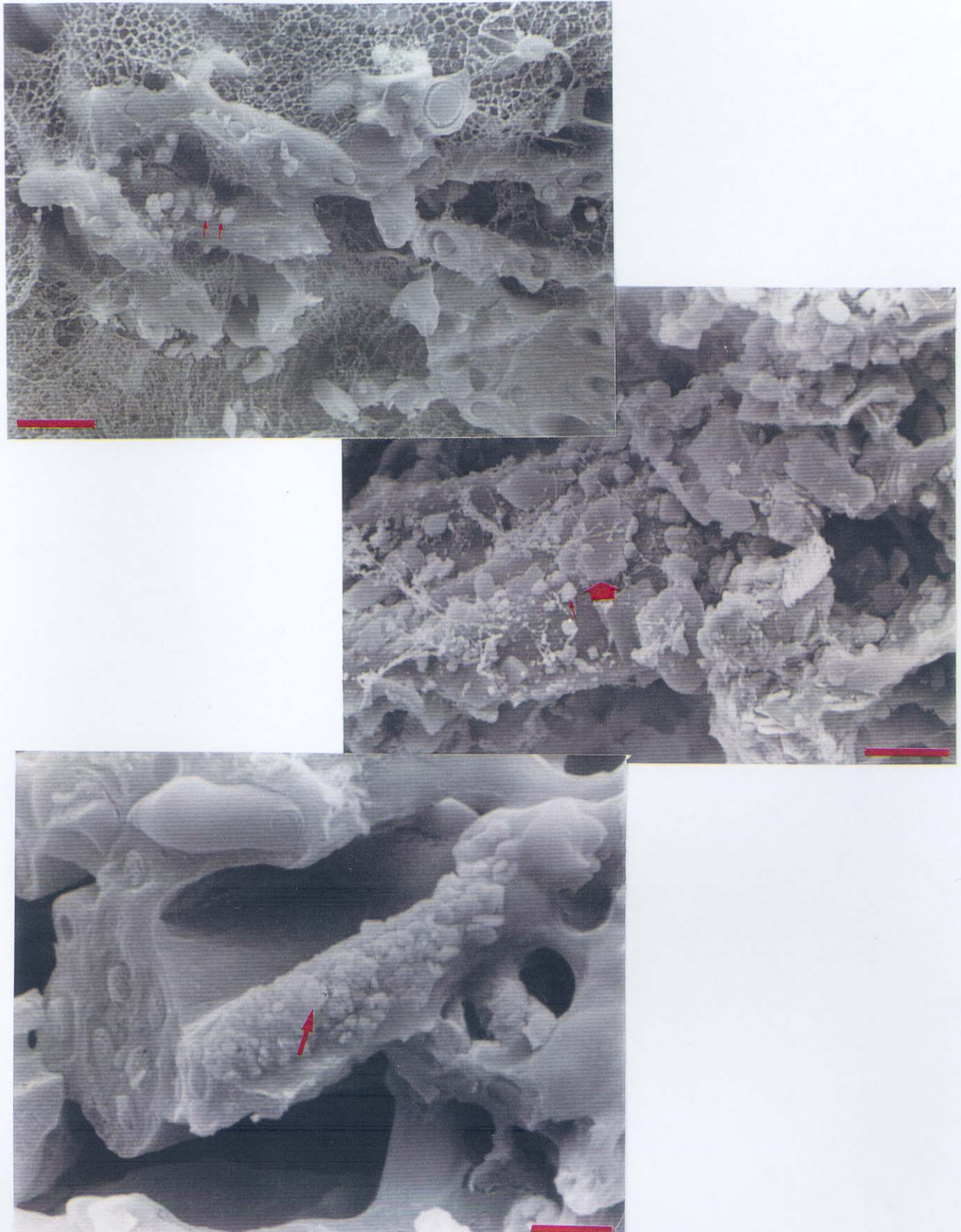


Figura 99. Hifas fúngicas de *T. lacunosus* con cristales de compuestos Calcio en su superficie (flechas). Las imágenes proceden de muestras sublimadas. Escala: foto superior = 10 μm ; foto central = 10 μm ; foto inferior = 5 μm .

7.2.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA EL CONTENIDO HÍDRICO CORRESPONDIENTE AL PUNTO EN QUE SE SUPERA LA DEPRESIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS NETA DEBIDA A UN ALTO NIVEL DE HIDRATACIÓN DEL TALO.

El estudio se ha realizado sobre cinco muestras pertenecientes a tres talos diferentes. El contenido hídrico de las muestras empleadas ha oscilado entre un 200 % p.s. y un 180-150 % p.s. Las muestras hidratadas hasta un 200 % p.s. han permitido estudiar la localización del agua en el interior del talo liquénico justo antes de que el liquen comenzara a superar la depresión de la FN, mientras que las muestras hidratadas hasta un 180-150 % p.s. han permitido conocer la localización del agua en el momento en que el talo comienza a superar la depresión de la FN.

La figura 100a muestra el aspecto general de una fractura de *T. lacunosus* con un contenido hídrico de un 200 % p.s.

Todavía se observa una capa de agua congelada superficial, si bien, bastante más delgada que las observadas en muestras hidratadas hasta saturación. De hecho, ya comienza a dejar al aire los cristales del epicórtex. En las muestras del apartado anterior, preparadas igual que esta, la capa de hielo superficial era más gruesa y ocultaba a los cristales del epicórtex (figura 98a).

La figura 100b muestra un detalle de la capa cortical que sigue presentando un aspecto similar al ya descrito para las muestras hidratadas hasta saturación. Todavía tiene bastante agua almacenada ya que las hifas siguen estando turgentes y es posible observar el contenido citoplasmático de aquellas que han quedado transversalmente seccionadas. Asimismo las paredes gelatinosas de las hifas fúngicas siguen estando hinchadas y con un aspecto suave.

A nivel de capa algal y restos medulares, en principio, parece que se ha perdido prácticamente toda el agua que se encontraba situada en los espacios intercelulares. Sólo en pequeñas zonas muy localizadas se detecta la presencia de restos de estructuras eutécticas (señalado con flechas en las figuras 100a y 100b). Tampoco se observan restos de hielo recubriendo las paredes de las hifas medulares y células algales. Si bien, hay que tener en cuenta que esta muestra no ha sido observada antes de realizar el proceso de sublimación, por lo que durante este proceso se ha podido sublimar hielo de algunas zonas en las que éste ya fuera escaso.

Las células algales siguen estando bastante turgentes y redondeadas, aunque algunas ya empiezan a perder turgencia como se puede observar en la figura 100b (estrella). Aunque esto podría ser un efecto debido al proceso de sublimación.

Las hifas fúngicas que aparecen entremezcladas con las algas siguen estando turgentes. Tampoco se observan cristales de compuestos de Calcio en su superficie, sino que sus paredes aparecen desnudas.

Las figuras 101a y 101b muestran el aspecto general de una fractura del mismo talo de *T. lacunosus* mostrado en la figura 100, pero con un contenido hídrico de un 180 % p.s.

En general el aspecto de la fractura es muy parecido al observado en la muestra con un 200 % de hidratación p.s. La diferencia más notable es que el descenso de contenido hídrico que ha tenido lugar entre esta muestra y la anterior parece haberse reflejado en la pérdida total de la capa de agua superficial.

El aspecto de la capa cortical y algal es similar al explicado en la muestra anterior como se puede observar en las figuras 101a, 101b y 101c.

Las figuras 102 y 103 muestran diversas zonas de dos fracturas obtenidas a partir de un talo distinto al de la figura 101, pero con contenido hídrico similar en el caso de la figura 102 (180 % p.s.), y un poco más bajo en el caso de la figura 103 (150 % p.s.). La única diferencia es que las imágenes de las figuras 102 y 103 fueron tomadas antes de proceder a la sublimación del hielo.

En este caso la capa de hielo superficial se estaba rompiendo de forma que, en algunas zonas (como la que se muestra en la figura 102a, o en la parte derecha de la figura 103a) todavía apareció una gruesa capa, mientras que en otras - figura 102b y 103a - dicha capa ya había desaparecido por completo.

La capa cortical presentó el mismo aspecto descrito en las muestras anteriores.

Al igual también que en muestras anteriores no se observó la presencia de hielo intercelular intratalino, con excepción de un bloque de agua congelada que se observa en la figura 103a, y que es posible que todavía se mantenga debido a que esta muestra tiene la estructura circular cerrada que se forma como consecuencia de la fusión de los dos bordes, y que dificulta la pérdida del agua. Sin embargo lo que sí se observó fue la presencia de una fina capa de hielo, así como algunas gotas de hielo recubriendo las paredes de células algales e hifas fúngicas (figuras 103b, 103c, 103d y 103e). Además, en esta muestra las paredes de las hifas no aparecieron totalmente desnudas como en las muestras anteriores, sino que en algunas zonas se detectaron las cristalizaciones (posiblemente de compuestos de Calcio) de aspecto prismático que ya se vieron en las muestras hidratadas hasta saturación (figura 102d).

Las hifas que se encuentran entremezcladas con las algas se siguen manteniendo turgentes igual que en las muestras anteriores. Sin embargo, las células algales aparecen más turgentes y redondas que en las muestras anteriores. En las algas de estas muestras no sublimadas no se detecta la pérdida de turgencia que se ha visto en las algas de muestras sublimadas.

El hecho de que las muestras no sometidas al proceso de sublimación hayan presentado restos de hielo en las paredes de algas y hongos, así como células algales turgentes y redondas, indica que durante la sublimación de las dos primeras muestras observadas en este apartado se ha perdido agua a nivel de la superficie de células algales e hifas fúngicas, además de agua intracelular que ha provocado ese aspecto menos turgente que se observa en las células algales de las dos primeras muestras.

Los resultados obtenidos a partir de las distintas muestras estudiadas parecen indicar que cuando el talo se encuentra en un contenido hídrico tal que su FN está a punto de superar la depresión que presenta cuando hay un alto contenido hídrico, la capa de agua superficial ha disminuido su grosor aunque todavía está presente. Si bien, en ese momento sí parece haberse perdido prácticamente toda el agua intercelular intratalina, aunque las paredes de algas y hongos se encuentran todavía recubiertas de una fina capa de hielo.

El momento en que se produce el punto de inflexión mostrado en las curvas de variación de la FN en función del contenido hídrico del talo (capítulo III.I), - en el cual la FN supera la depresión que mantenía a consecuencia de altos contenidos hídricos del talo -, parece corresponderse con el momento en que se rompe la capa superficial de agua. Los talos con contenidos hídricos correspondientes a puntos en que la FN ya está aumentando su valor hacia el óptimo han presentado una superficie libre de la capa de agua (aunque en algunas zonas todavía no hubiera desaparecido del todo). Además, los huecos intercelulares existentes en el interior de los talos han estado ocupados por aire en vez de por agua como ocurría en muestras saturadas.

El agua ha quedado localizada a nivel de capa cortical y en la superficie e interior de células algales y fúngicas que todavía han aparecido muy turgentes.

Figura 100. (Página 447).

- (a) Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM con un nivel de hidratación de un 200 % p.s. La muestra ha sido sometida al proceso de sublimación durante dos minutos. h.s.: capa de hielo superficial; c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal.
- (b) Detalle de la figura 100a. Las estrellas señalan algas que están comenzando a perder turgencia.

En ambas fotos se ha señalado con flechas las zonas en las que es posible observar estructuras eutécticas.

Figura 101. (Página 448).

- (a) y (b) Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM con un nivel de hidratación de un 180 % p.s. La muestra procede del mismo talo que las muestras utilizadas en la figura 100 y ha sido sometida al proceso de sublimación durante dos minutos. Es destacable la pérdida de la capa de hielo superficial, por lo que es posible observar el epicórtex (e.p.); c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal.
 - (c) Detalle de la capa algal de la fractura 101a.
-

Figura 102. (Página 449 y 450). Detalles de una fractura obtenida a partir de un talo de *T. lacunosus* diferente al empleado en las figuras 100 y 101, pero con un contenido hídrico similar al que presentaba el talo de la figura 101. La muestra fue observada antes de someterla al proceso de sublimación.

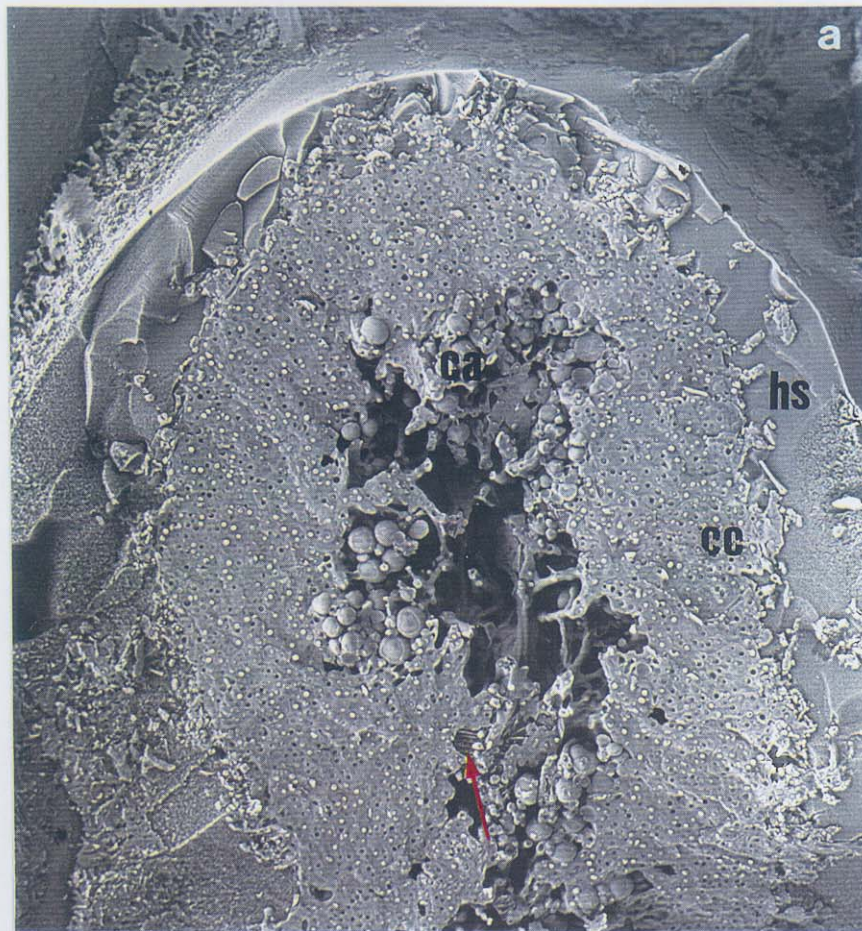
- (a) Detalle de una zona de la fractura en la que todavía se observa la capa de hielo superficial (h.s.). c.c.: capa cortical.
- (b) Detalle de otra zona de la fractura en la que ya se ha perdido la capa de hielo superficial.
- (c) Detalle de la capa algal. Es destacable la presencia de hielo en la superficie de las algas e hifas fúngicas (flechas). También es llamativa la turgencia de las algas en contraste con el comienzo de pérdida de turgencia de éstas en las muestras 100 y 101.
- (d) Detalle de hifas fúngicas con la superficie cubierta de cristales de aspecto prismático (flechas).

Figura 103. (Páginas 451 y 452). Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM con un nivel de hidratación de un 150 % p.s. La muestra no ha sido sometida al proceso de sublimación.

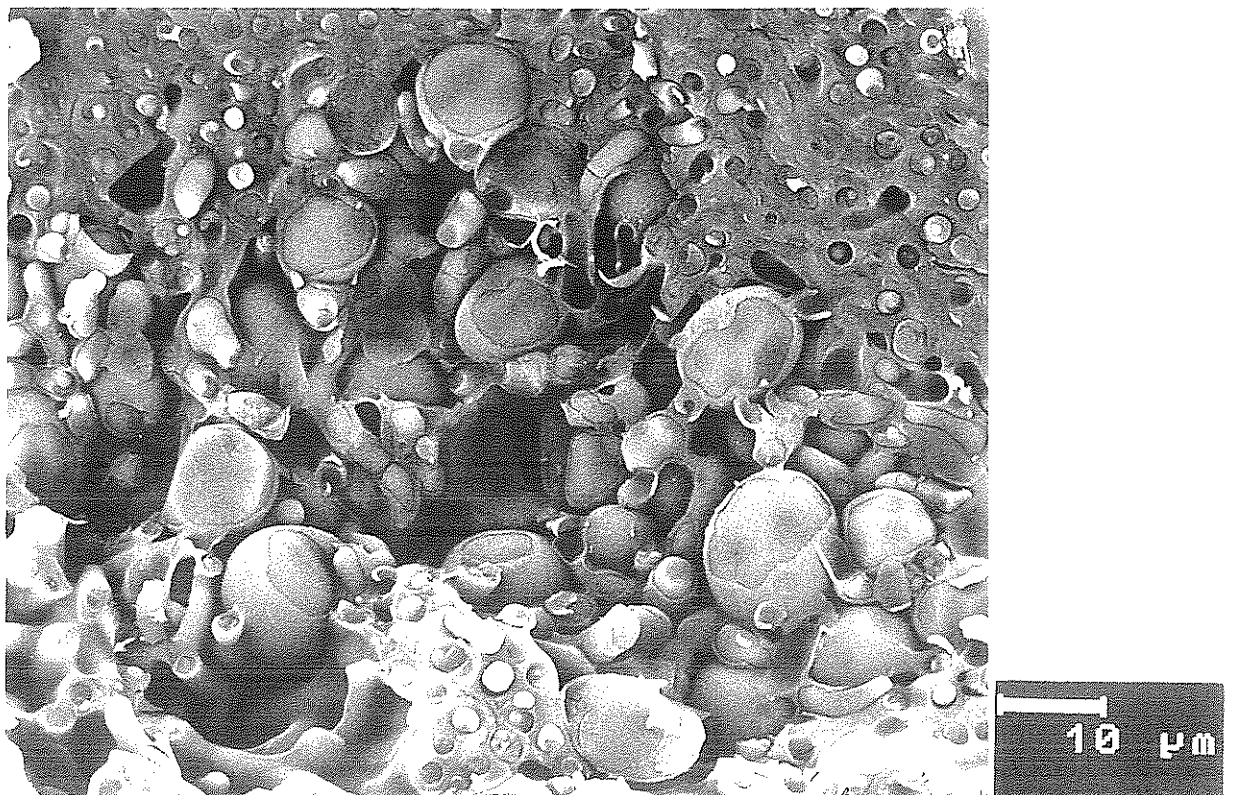
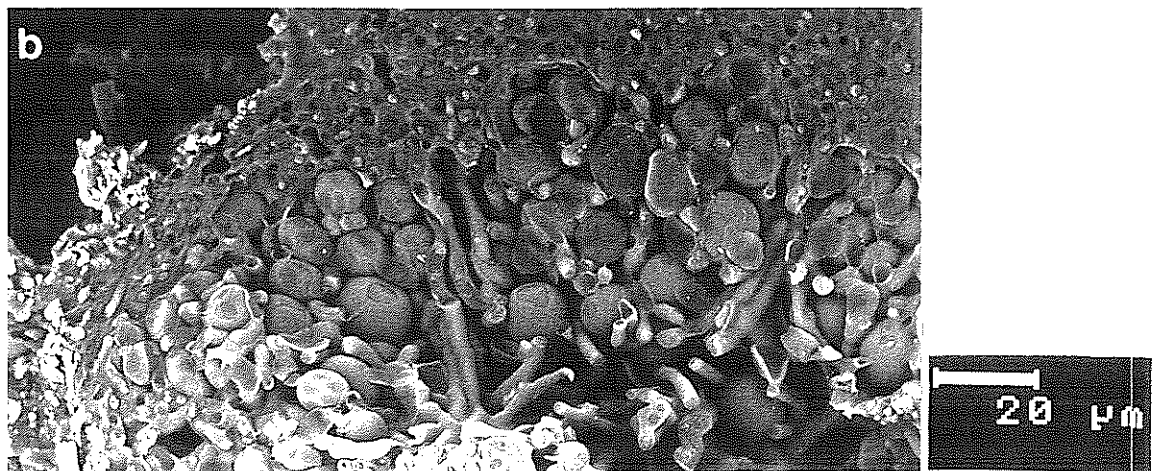
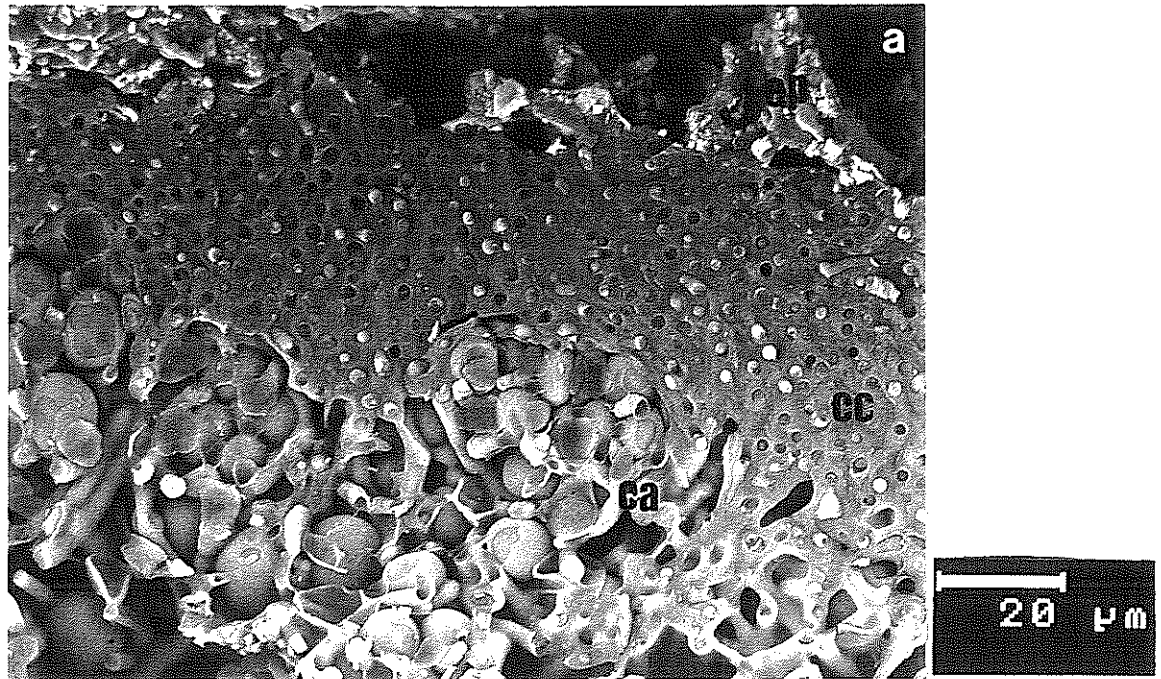
- (a) En algunas zonas todavía permanece la capa de hielo superficial (h.s.), mientras que en otras se ha perdido por completo (zona izquierda de la foto). Bloque de hielo intercelular intratalino (H). c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal.
- (b) Detalle de la capa algal.
- (c) Detalle de las algas e hifas fúngicas que se encuentran entremezcladas con ellas.
- (d) y (e) Detalle de hifas fúngicas.

En las imágenes b, c y d destaca la fina capa de hielo que se localiza alrededor de las células algales e hifas fúngicas, así como las gotas de agua helada (flechas) adheridas a la superficie de dichas células.

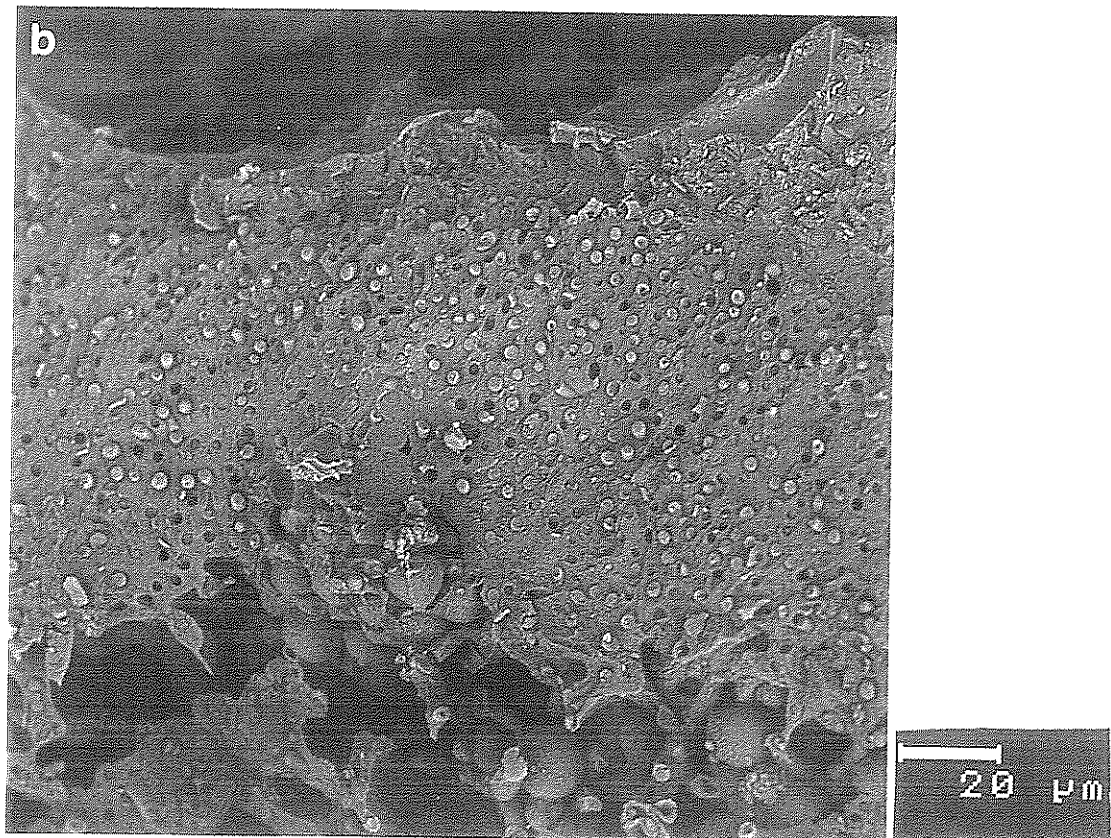
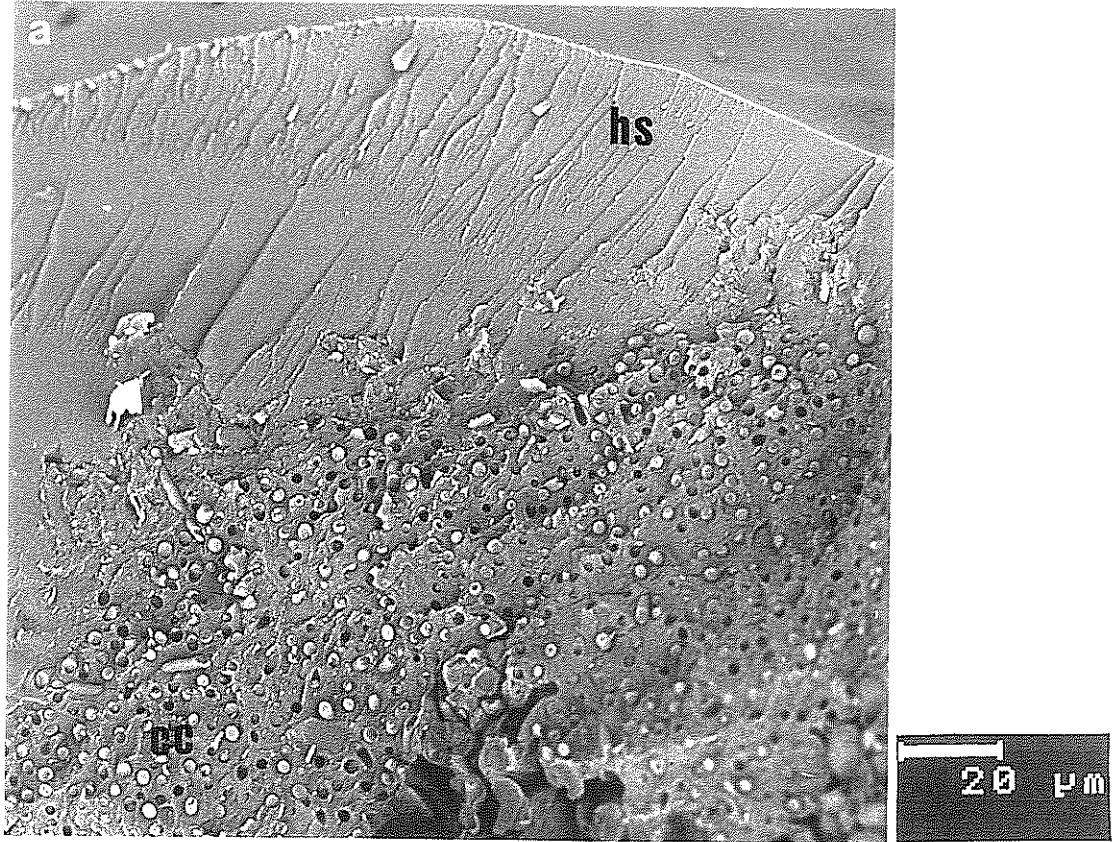
100



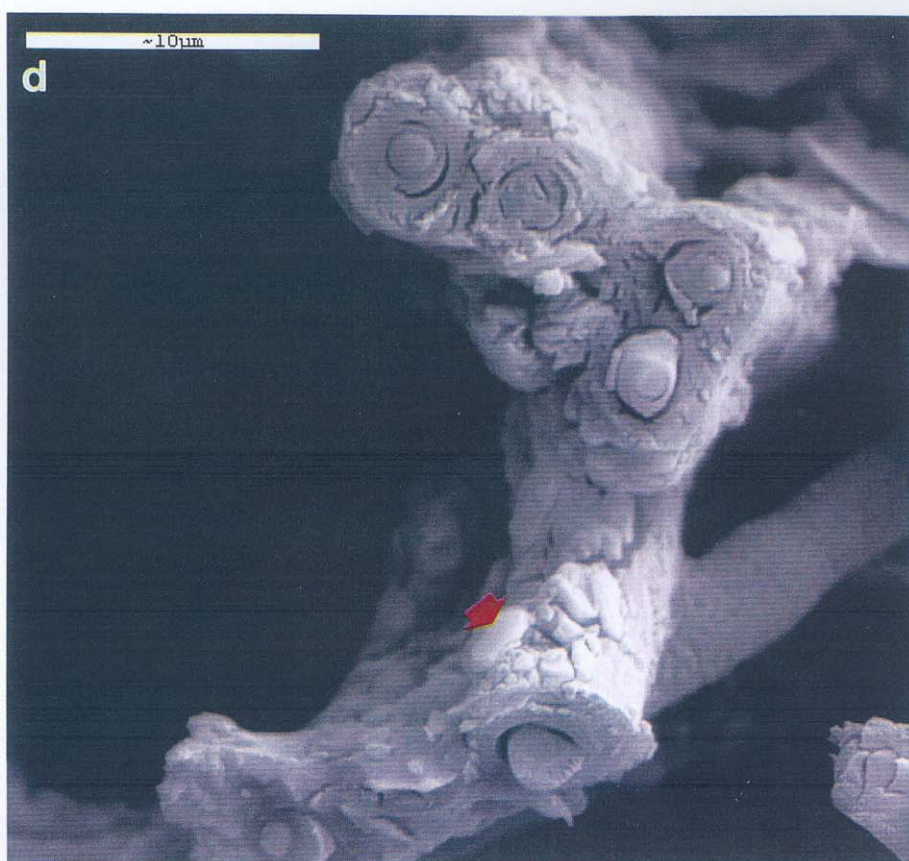
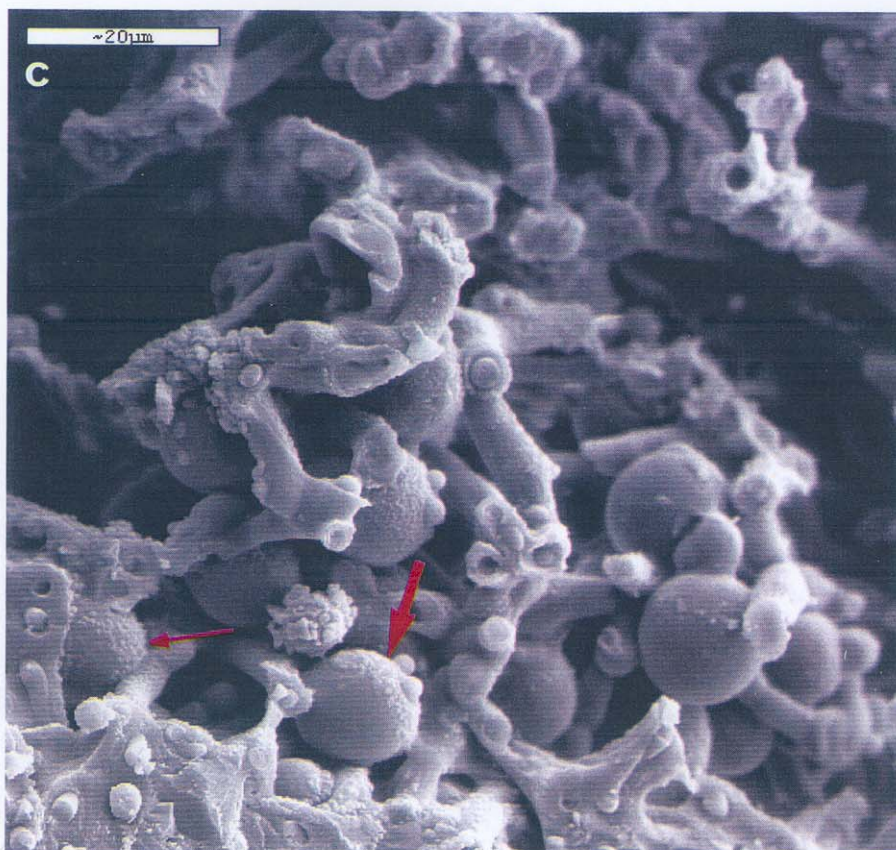
101



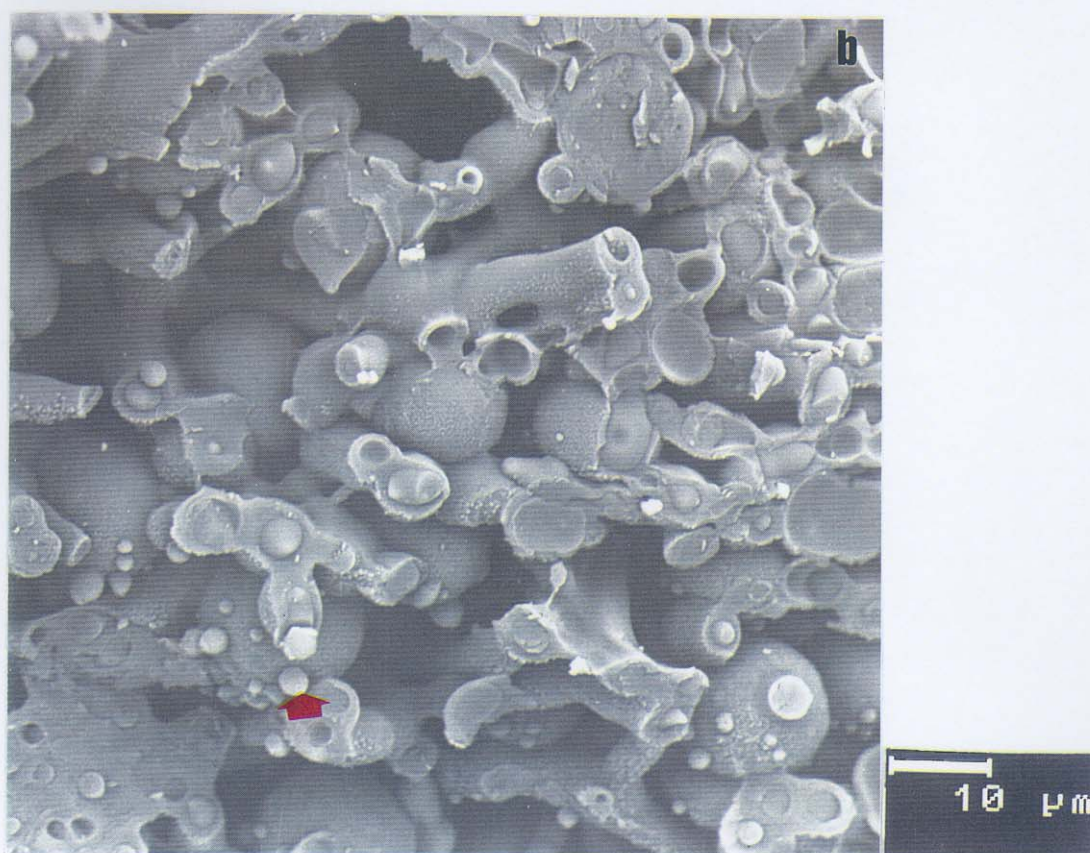
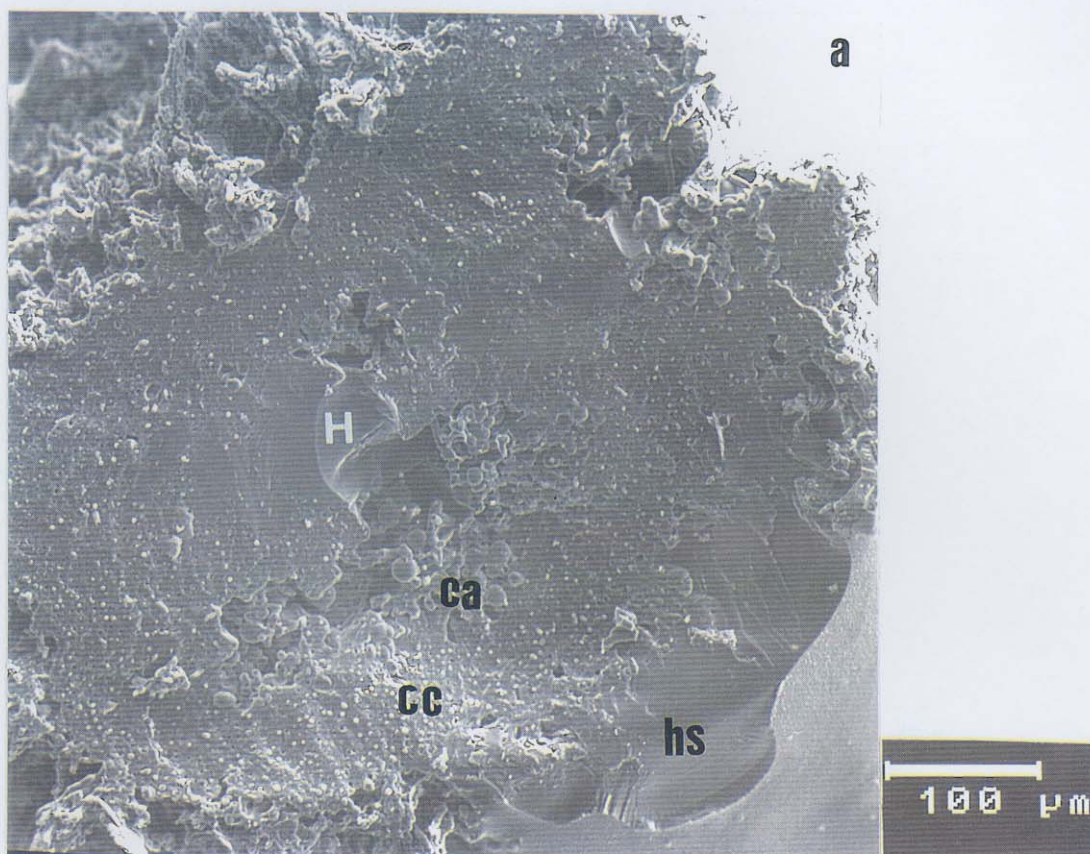
102



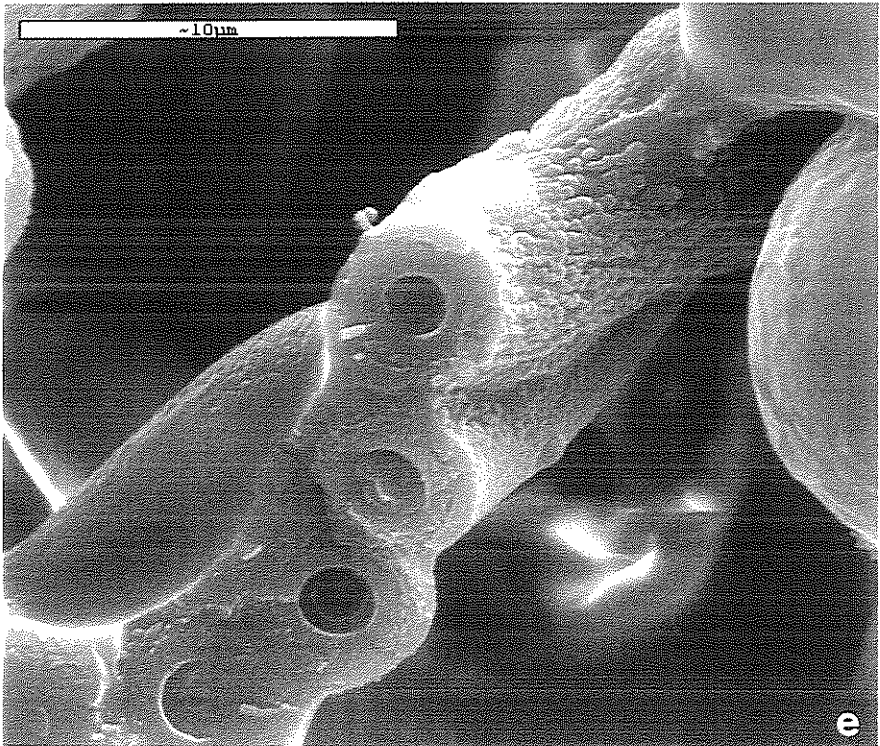
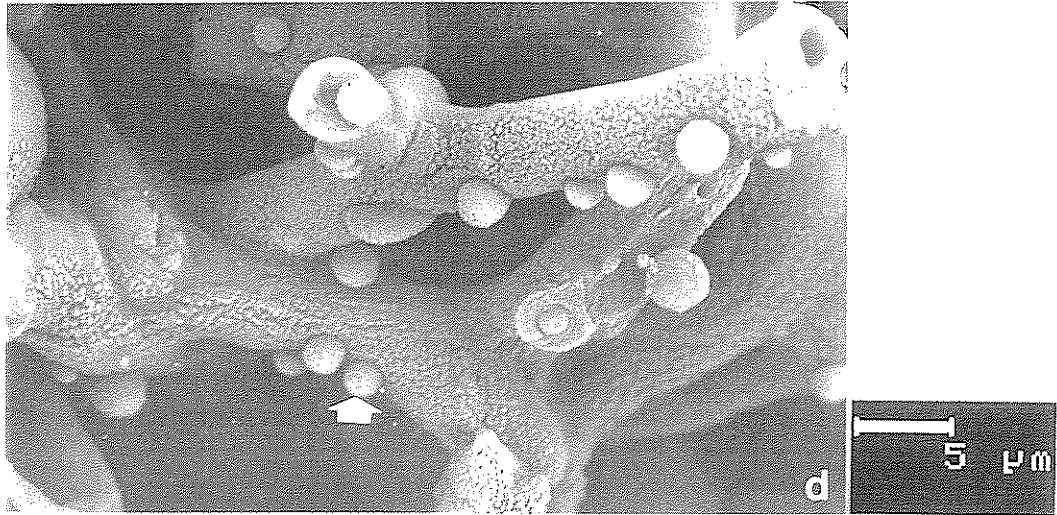
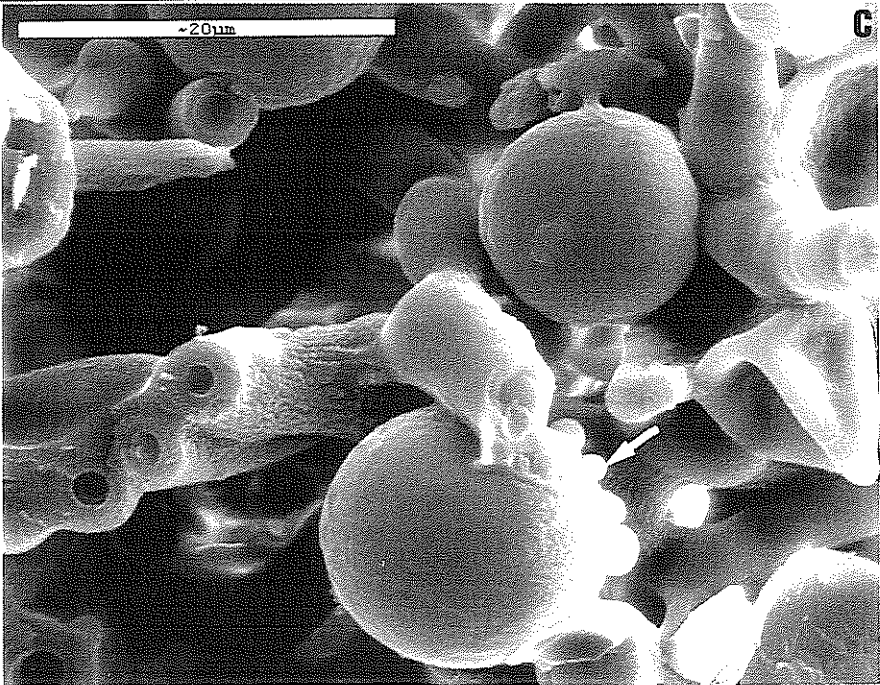
102



103



103



7.3.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA EL CONTENIDO HÍDRICO EN EL QUE LA FOTOSÍNTESIS NETA PRESENTA SU VALOR MÁXIMO.

Para realizar este estudio se han observado cinco muestras procedentes de tres talos distintos. El contenido hídrico de las muestras ha oscilado entre un 100 % y un 125 % p.s.

Para este nivel de hidratación de los talos no se han observado diferencias significativas entre las muestras que han sido sometidas al proceso de sublimación y las muestras que no han sido sometidas a dicho proceso.

Cuando el talo se encuentra en un nivel de hidratación tal que su FN presenta el valor máximo, la localización del agua tiene lugar a los siguientes niveles:

No existe capa de agua superficial (figura 105a), o sólo permanece en alguna pequeña zona de forma que no dificulta el intercambio gaseoso (figura 104a).

La capa cortical sigue almacenando una parte importante del agua que contiene el liquen ya que, como se observa en las figuras 104b, 104c, 105b, 105c y 105d, sigue presentando el mismo aspecto que en muestras con altos contenidos hídricos. A este nivel prácticamente todas las hifas seccionadas transversalmente están aparentemente llenas, y además las paredes de las hifas todavía se encuentran lisas y turgentes.

Se ha perdido también el agua intercelular intratalina, aunque en algunas zonas puede quedar todavía un pequeño resto como el de la figura 105a, que se muestra con más detalle en la figura 105d. Si bien, con este nivel de hidratación lo más frecuente ha sido no encontrar ya agua intercelular intratalina.

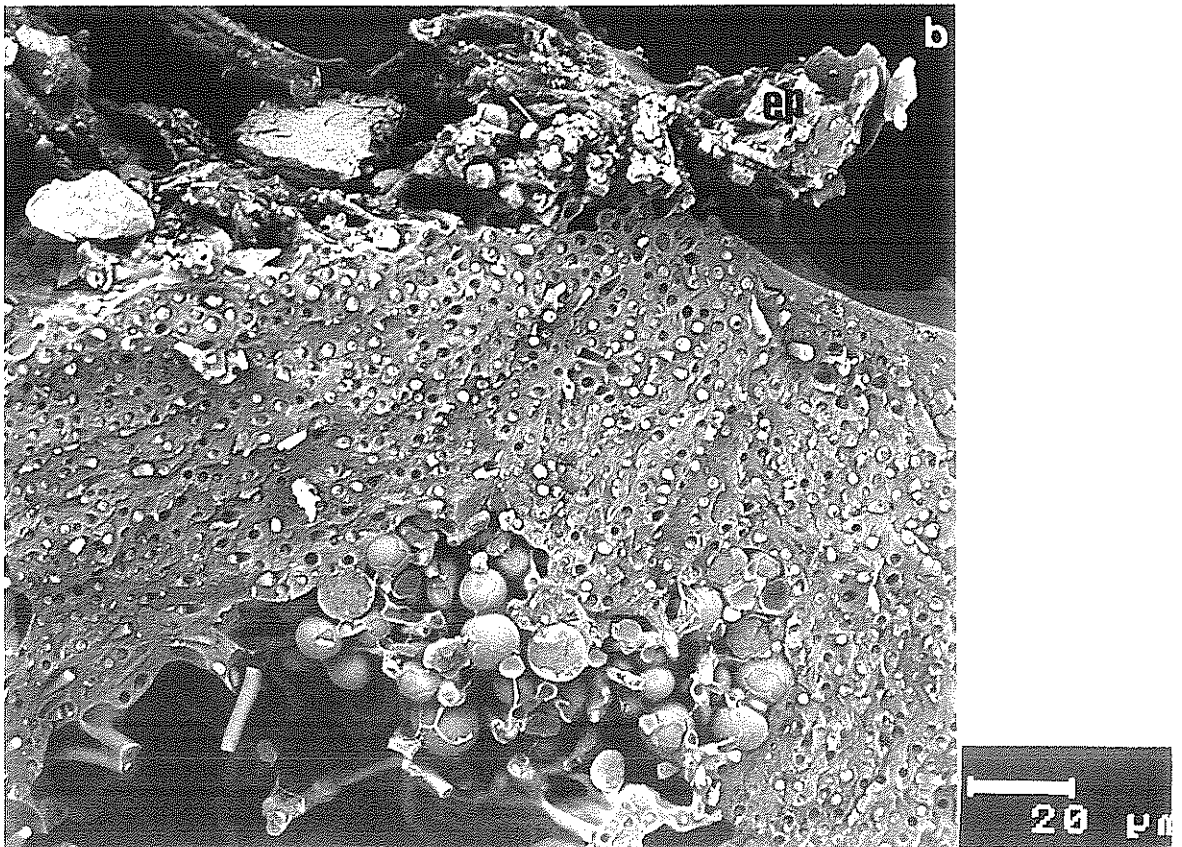
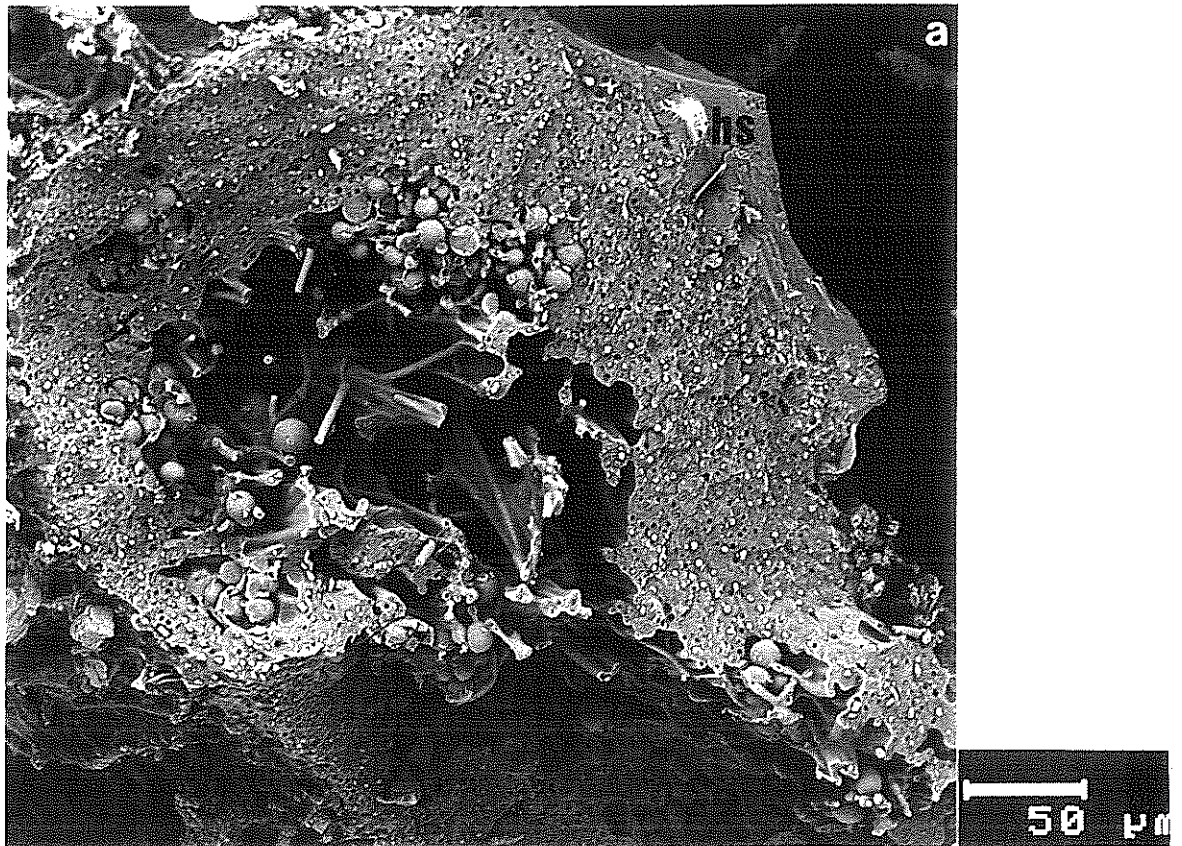
Las figuras 104a, 104b, 104d, 105d, 105e y 105f, muestran distintas imágenes de la capa algal e hifas fúngicas que se encuentran entremezcladas con ellas y formando en algunas zonas un pequeño resto medular. Ya no se observa la presencia de la capa de hielo que rodeaba las paredes de las células algales e hifas fúngicas. Algunas algas (figuras 104d y 105f), se encuentran recubiertas de una fina capa formada probablemente de polisacáridos extracelulares del hongo.

Las hifas fúngicas de capa algal y restos medulares han aparecido turgentes y aparentemente llenas como se observa con mucho detalle en la figura 105e. Las células algales, aunque también han aparecido bastante turgentes y redondeadas, empiezan ya algunas de ellas a sufrir un inicio de pérdida de turgencia, lo cual indica que están perdiendo el agua que estaba almacenada en su interior (figura 105d).

Figura 104. (Páginas 455 y 456). Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM para un nivel de hidratación de un 100 % p.s. La muestra ha sido sometida al proceso de sublimación durante dos minutos. Destacable la ausencia de agua intercelular intratalina.

- (a) En la parte superior derecha de la foto se observa un resto de hielo que todavía permanece en la superficie del talo (h.s.).
 - (b) Detalle de la capa cortical en la zona de contacto con la capa algal. e.p.: epicórtex.
 - (c) Detalle de la capa cortical.
 - (d) Zona de contacto entre la capa algal y la cortical. Algunas algas están rodeadas por una capa de polisacáridos extracelulares del hongo (flechas).
-

104



104

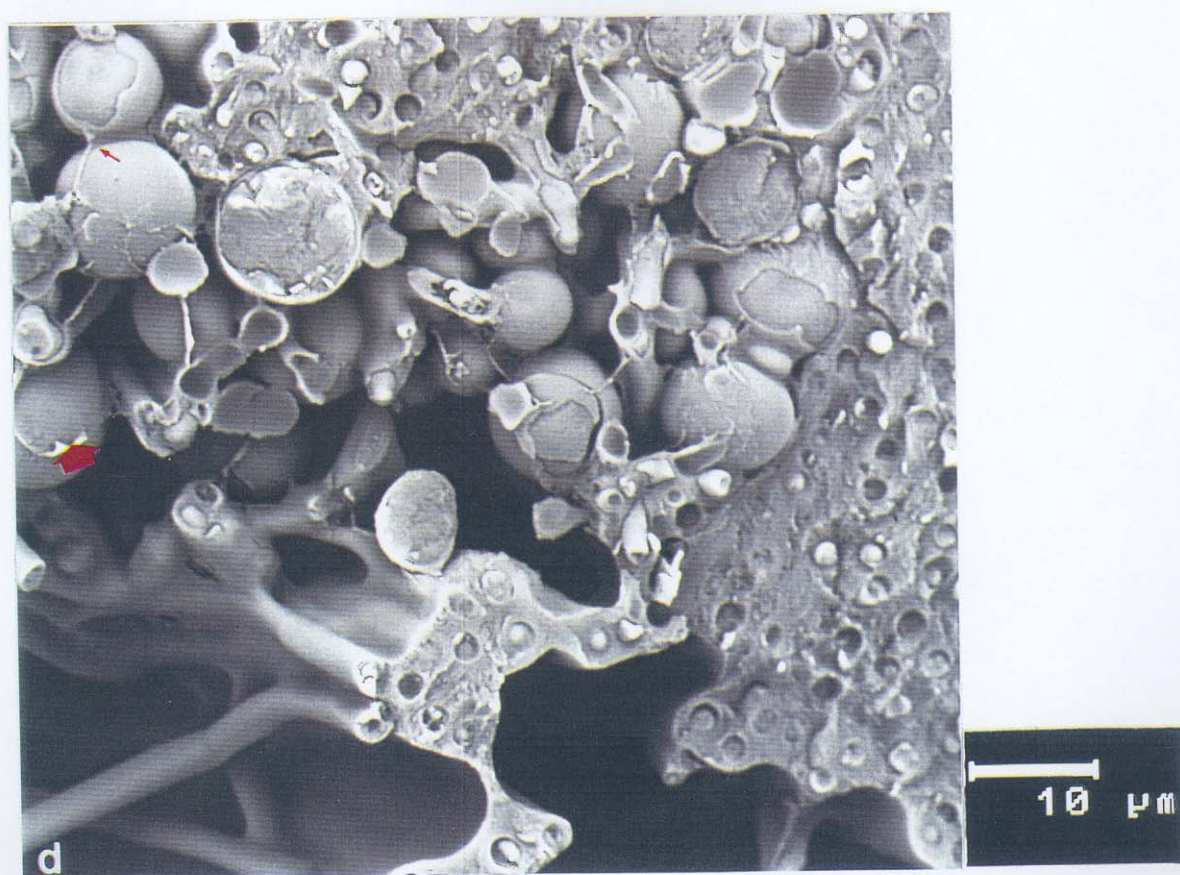
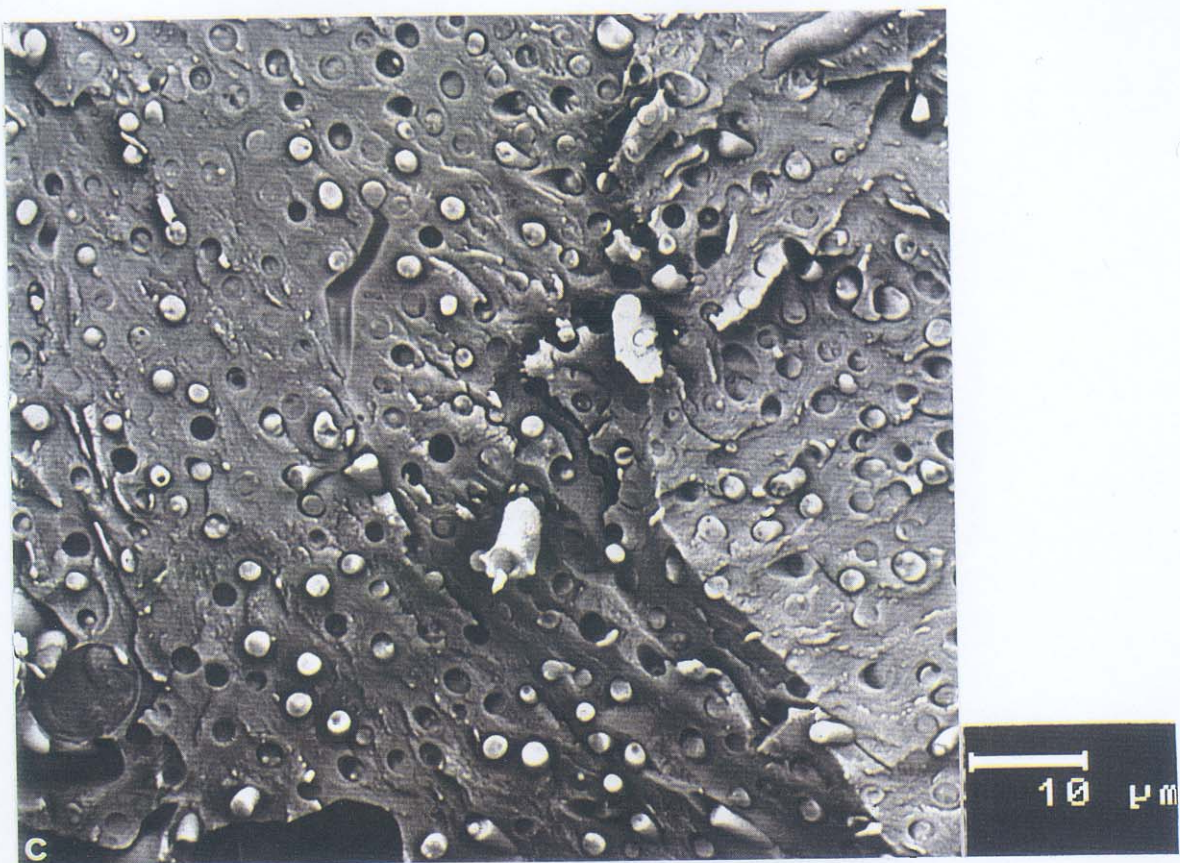
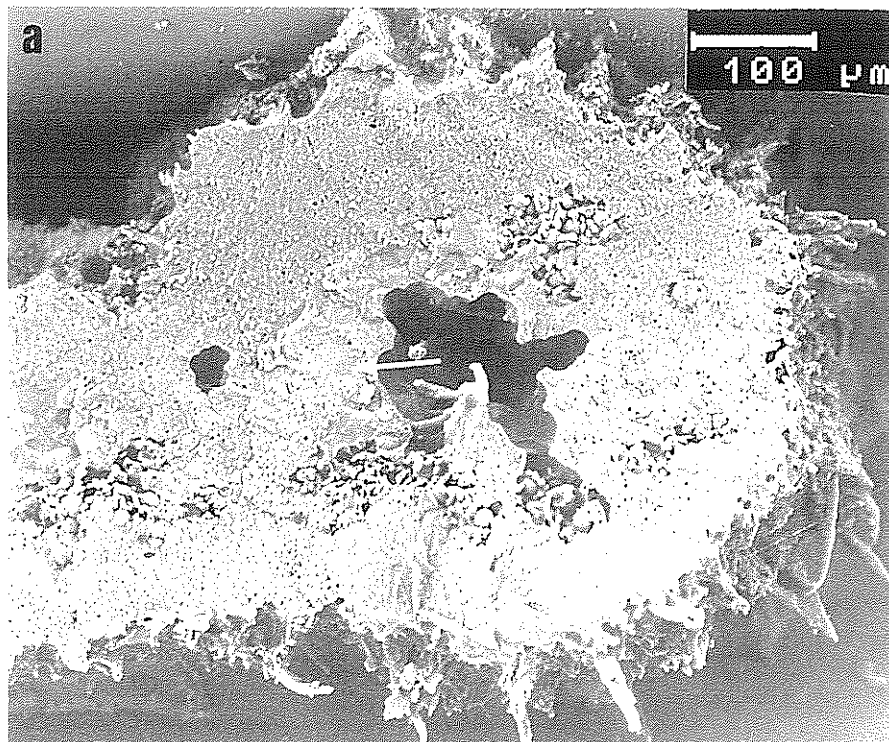
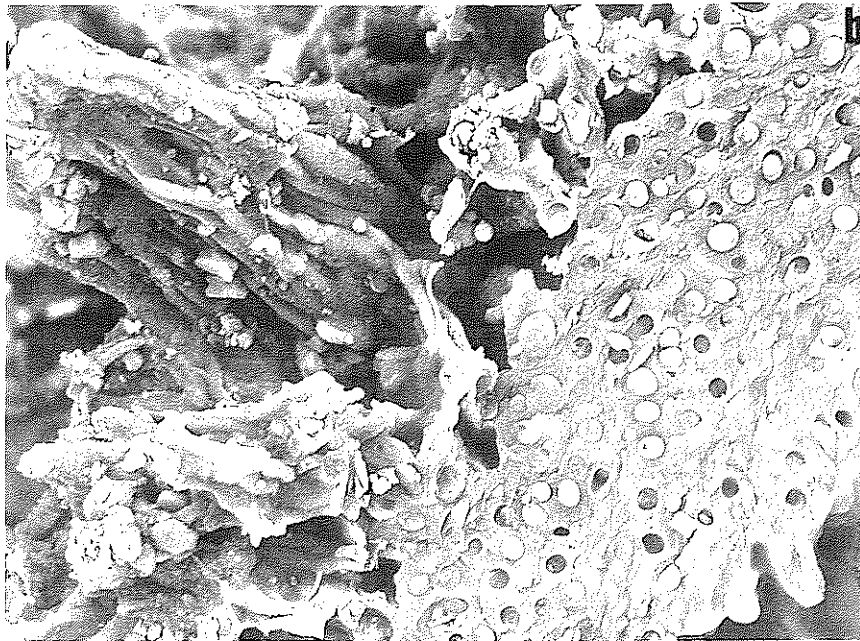


Figura 105.

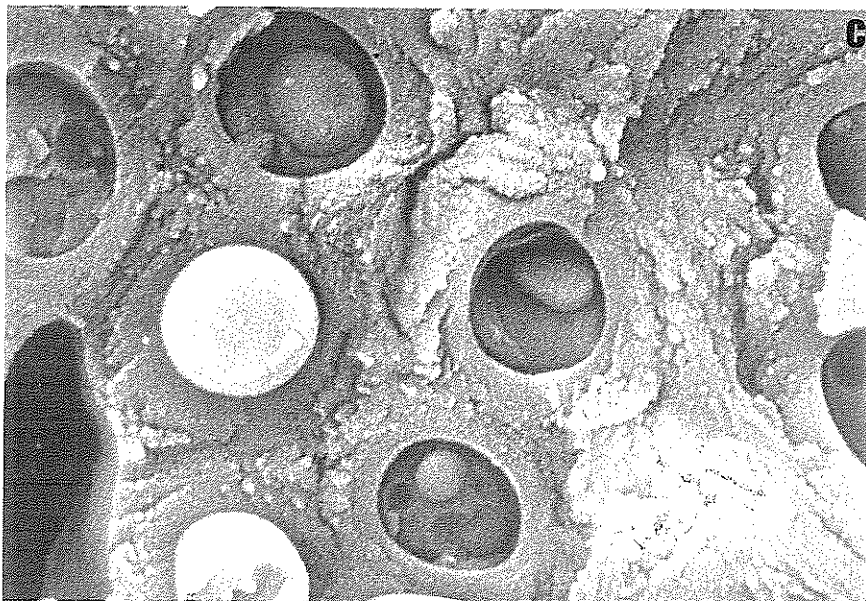
- (a) Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM con un nivel de hidratación de un 125 % p.s. La muestra no ha sido sometida al proceso de sublimación. Destacable la ausencia de la capa de hielo superficial. La flecha señala un resto de hielo intercelular intratalino.
- (b) Detalle de la capa cortical y pelos superficiales de la fotografía (a).
- (c) Detalle de la capa cortical de la fotografía (a).
- (d) Capa cortical (c.c.) y algal (c.a.) de la imagen (a). Se muestra con detalle el resto de hielo intercelular. Las estrellas muestran algunas algas que empiezan a perder turgencia.
- (e) Capa cortical, capa algal e hifas fúngicas medulares.
- (f) Células algales contactando con hifas fúngicas y rodeadas de polisacáridos extracelulares del hongo (flechas).



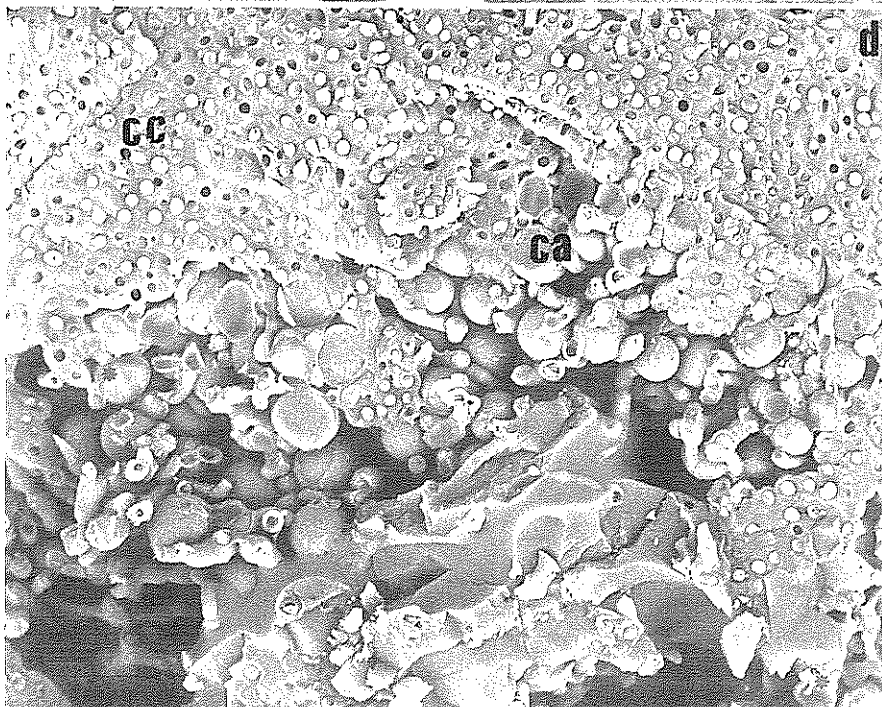
105



b
10 μm

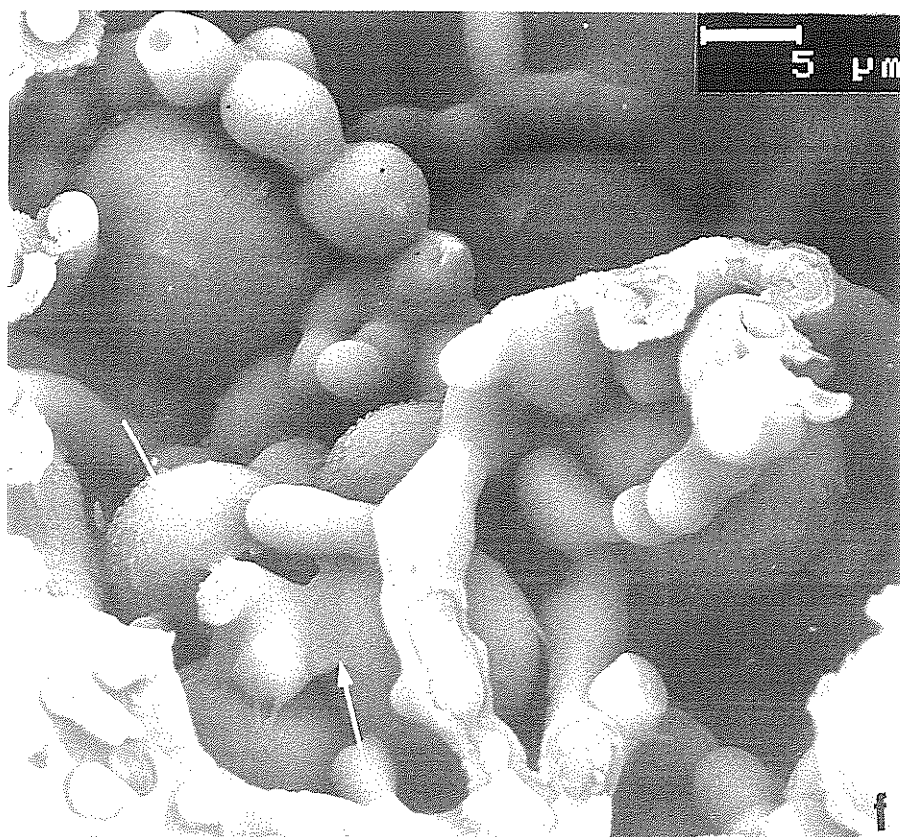
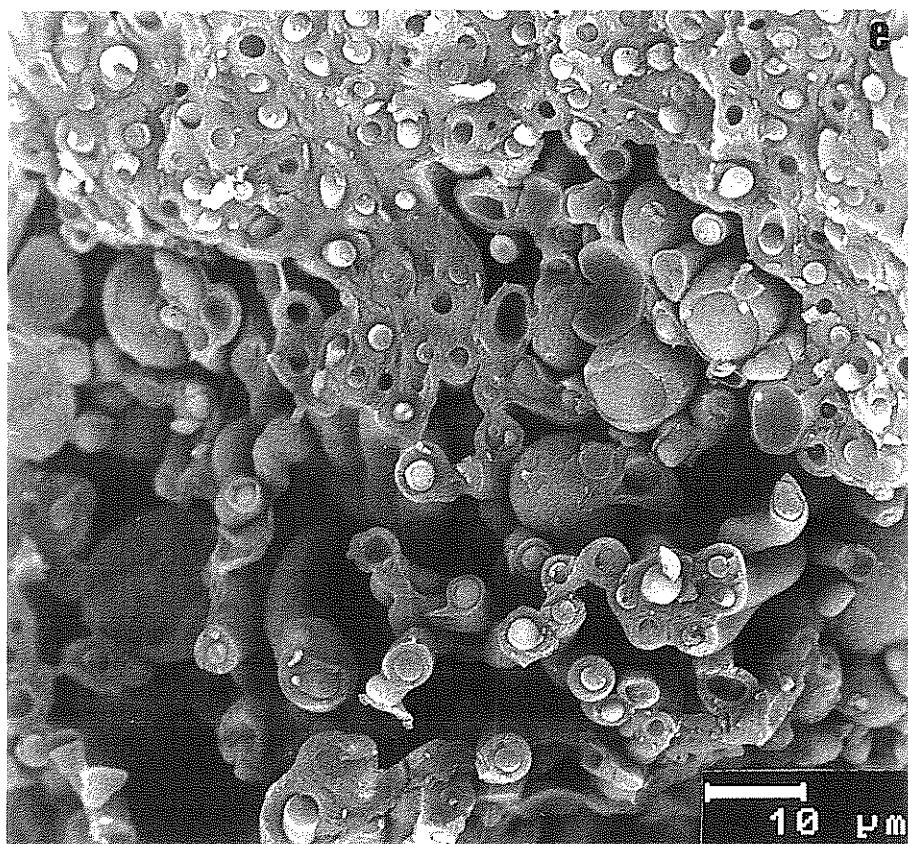


c
2 μm



d
20 μm

105



7.4.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA UN BAJO CONTENIDO HÍDRICO.

Para realizar este estudio se han realizado observaciones sobre cinco muestras pertenecientes a tres talos distintos cuyos contenidos hídricos han oscilado entre un 35 % y un 45 % p.s.

Tanto las muestras que han sido observadas sin haber sido previamente sometidas al proceso de sublimación, como aquellas que han sido observadas tras ser sometidas al proceso de sublimación se han caracterizado por haber perdido en su totalidad la capa de agua superficial así como el agua intercelular intratalina (figuras 106a, 107 y 108a).

También en todas las muestras estudiadas se ha detectado la pérdida de gran cantidad del agua que estaba almacenada a nivel de la capa cortical. Esta pérdida de agua se refleja en el alto número de hifas que aparecen huecas, (figuras 106a, 106c, 107, 108a, 108b y 109a), además de por el aspecto rugoso que presenta la superficie de esta capa (figuras 108b y 109a) y que contrasta con el aspecto liso y suave que presentaba para contenidos hídricos más altos. Las paredes gelatinosas de las hifas han perdido el agua que tenían almacenada y se han contraído.

Las células algales han perdido también el agua que tenían almacenada en su interior por lo que en vez de aparecer turgentes y redondas aparecen muy colapsadas (figuras 106f, 106g, 107, 108a y 108c).

Las hifas fúngicas que se encuentran localizadas a nivel de la capa algal y médula (en las zonas en que ésta aparece), también han perdido el agua que tenían almacenada en sus citoplasmas. Esta pérdida no se refleja a través del colapsamiento de las hifas como ocurre en las células algales, sino que se refleja en el aspecto aparentemente hueco de las mismas como se observa en las figuras 106a, 106d, 106f y

109b. Este fenómeno ha sido denominado cavitación por algunos autores (Scheidegger et al., 1995).

Además, se han encontrado también muchas hifas con cristales de aspecto prismático (probablemente compuestos de Calcio) en sus paredes (figuras 106e, 108a, 108c y 109b).

La importante diferencia que se ha encontrado entre las muestras sometidas al proceso de sublimación y las muestras que han sido estudiadas antes de realizar la sublimación sobre ellas ha sido la aparición, en las muestras que no se sublimaron, de cristales de hielo en la superficie de pelos, capa cortical e hifas fúngicas de capa algal y restos medulares.

La figura 106a muestra el aspecto de la fractura de una muestra de *T. lacunosus* que se estudió de forma previa a realizar la sublimación sobre ella. Las figuras 106b, 106c y 106d muestran detalles de esa fractura. Concretamente, la figura 106b muestra un pelo superficial recubierto por los cristales de hielo. La figura 106c la capa cortical con su superficie cubierta por los cristales de hielo, y la 106d son hifas fúngicas de la capa algal con su pared cubierta por los cristales. En estas imágenes se puede observar que el hielo se encuentra como cristales en forma de aguja que aparecen agrupados en determinadas zonas.

Se ha llegado a la conclusión de que es hielo porque desaparece durante el proceso de sublimación. La fractura mostrada en la figura 107 se estudió para un 35 % de hidratación p.s. antes de ser sublimada y sin cubrirla con oro, con el fin de poder sublimarla posteriormente. Antes de realizar la sublimación, la figura 107 presentaba el mismo aspecto que la figura 106a. Es decir, estaba cubierta de cristales de hielo, fundamentalmente en torno a las hifas que habían quedado fracturadas en la superficie de la capa cortical y en las hifas fúngicas de la capa algal y restos medulares. Mientras se realizaba el proceso de sublimación se pudo observar como iban desapareciendo esos

cristales, de forma que al finalizar el proceso la muestra presentó el aspecto de la figura 107. Es decir, limpia de cristales de hielo.

Las imágenes de la figura 109 fueron tomadas a partir de una muestra con un 10 % de hidratación que tampoco fue sometida al proceso de sublimación. Sin embargo, en esta figura no se observan los cristales de hielo mencionados.

Esto podría ser debido a dos causas:

- Entre el 35 % p.s. que presentó la muestra de la figura 107 en la que todavía se observaron los cristales, y el 10 % p.s. de la muestra de la figura 109 en la que no se han observado los cristales, es posible que éstos se hayan perdido por una mayor deshidratación de la muestra.
- Que la presencia de esos cristales de hielo esté relacionada con la forma en que hemos alcanzado el contenido hídrico de cada una de las muestras. Los talos utilizados para obtener las muestras de las figuras 107 y 106 se hidrataron hasta saturación, y luego se permitió que se fueran deshidratando de forma natural hasta alcanzar el nivel de hidratación indicado. En cambio, la muestra de la figura 109 no se hidrató hasta saturación antes de su observación, sino que esta muestra permaneció en estado deshidratado desde el momento de la recolección hasta el momento en que se realizó este estudio.

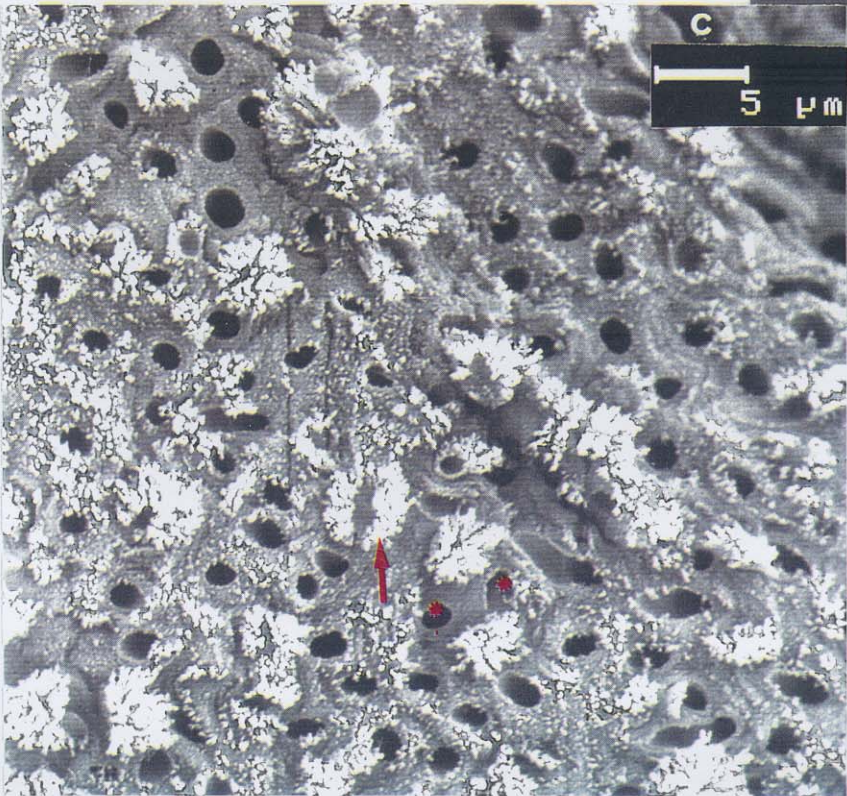
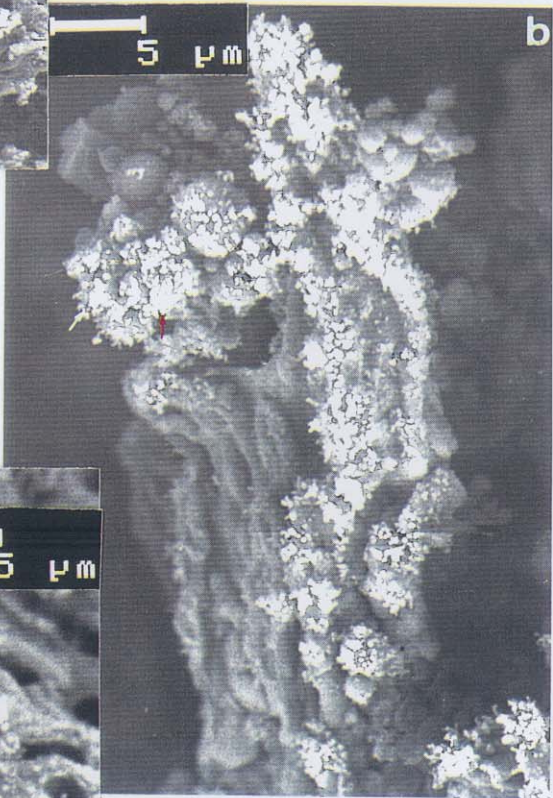
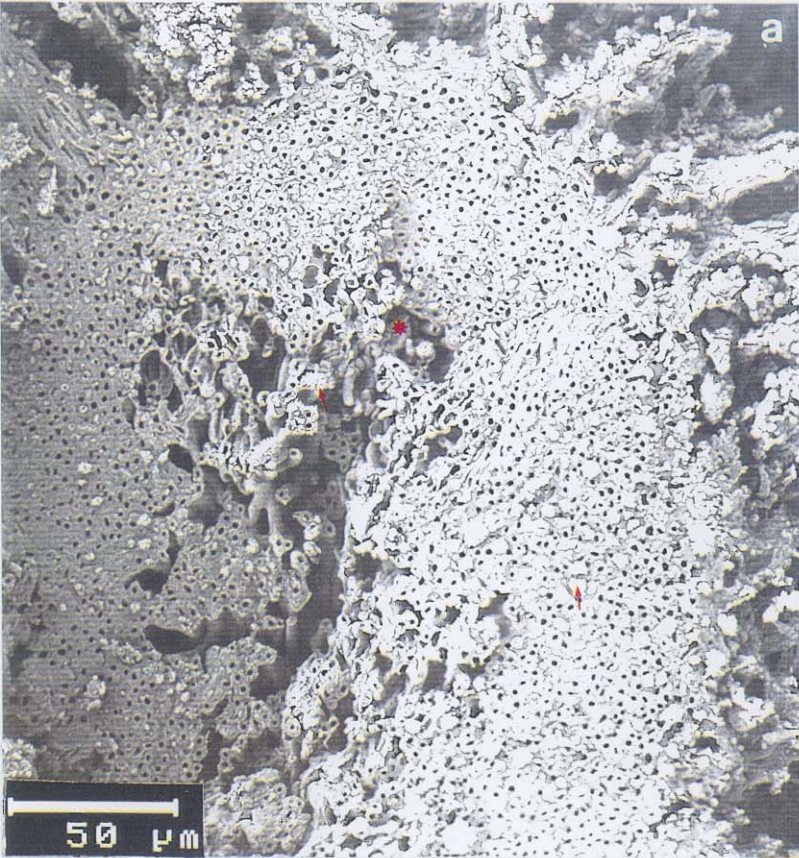
Scheidegger et al. (1995), sugirieron que las hifas fúngicas al deshidratarse se llenan de burbujas de aire que reducen de forma importante el volumen del protoplasma, y que originan ese aspecto aparentemente hueco de las hifas que quedan seccionadas (fenómeno de cavitación). Indicaron que esa reducción del volumen del protoplasma incrementa el potencial hídrico alrededor de la hifa cavitada, por lo que el evento de cavitación podría inducir un corto pulso de agua apoplásmica. De acuerdo con esta teoría, cabe la posibilidad de que esos cristales de hielo observados en muestras

no sublimadas con bajo contenido hídrico estén reflejando ese pulso de agua apoplásmica.

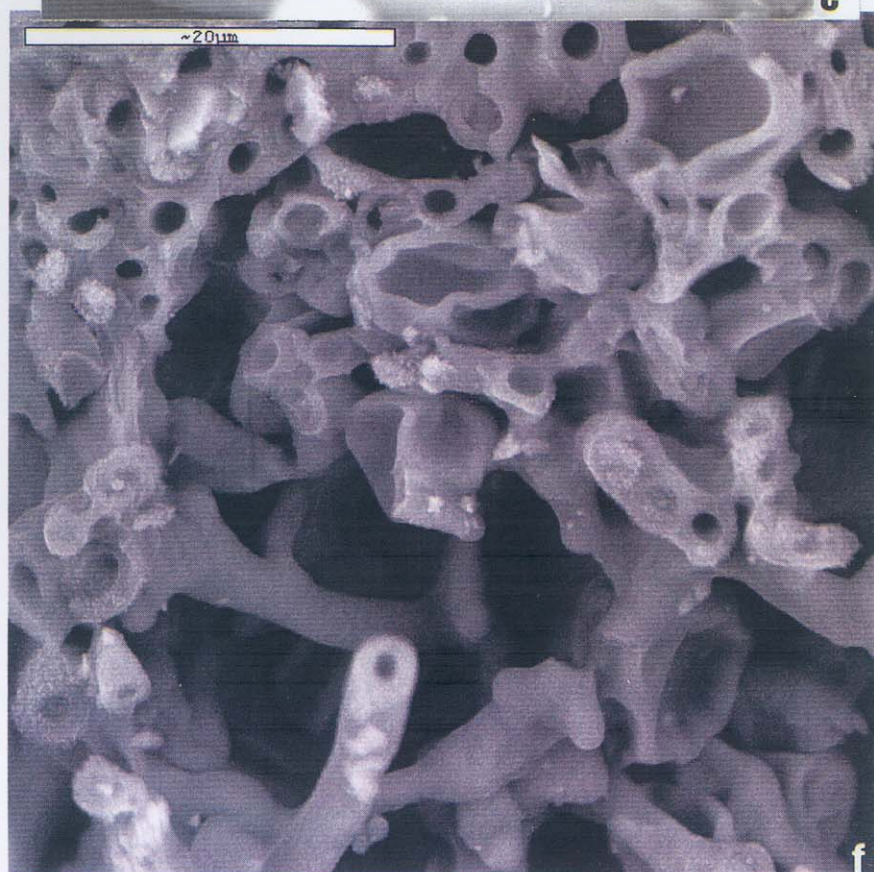
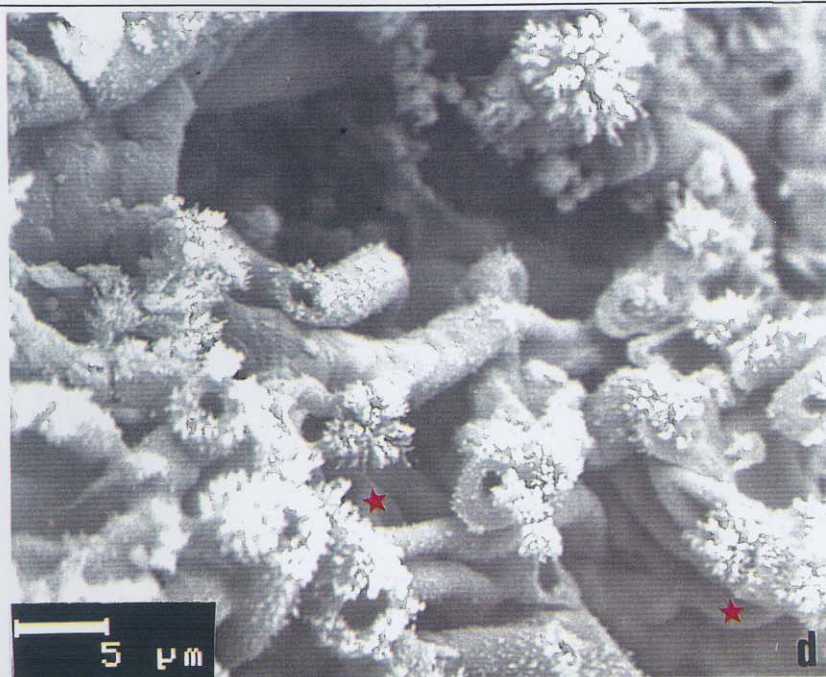
Figura 106. (Páginas 464, 465 y 466).

- (a) Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM con un nivel de hidratación de un 45 % p.s. La muestra no ha sido sometida al proceso de sublimación. Es destacable la presencia de cristales de hielo con forma de aguja en la superficie de la capa cortical, hifas fúngicas de capa algal y medular, y pelos superficiales (indicados con flechas). La mayor parte de las hifas corticales y medulares están aparentemente huecas, y las células algales muy colapsadas (estrellas).
- (b) Detalle de los pelos superficiales cubiertos de cristales de hielo (flechas).
- (c) Capa cortical con la superficie cubierta de cristales de hielo (flechas) e hifas aparentemente huecas (estrellas).
- (d) Hifas aparentemente huecas y cubiertas de cristales de hielo. Entre las hifas se observan las células algales muy colapsadas (estrellas).
- (e) Hifas fúngicas cubiertas de cristales de compuestos Calcio (flechas).
- (f) Algas colapsadas entremezcladas con hifas aparentemente huecas.
- (g) Detalle de un alga colapsada rodeada de hifas aparentemente huecas.

Figura 107. (Página 466). Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM con un nivel de hidratación de un 35 % p.s. La muestra ha sido sometida al proceso de sublimación durante dos minutos. Destacable la ausencia de los cristales de hielo que en la figura anterior se observan en la superficie de la capa cortical, hifas de capa algal, y pelos superficiales. Tanto las hifas de la capa cortical, como las de la capa algal aparecen con sus citoplasmas aparentemente vacíos. Las células algales se encuentran muy colapsadas. c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal.



106



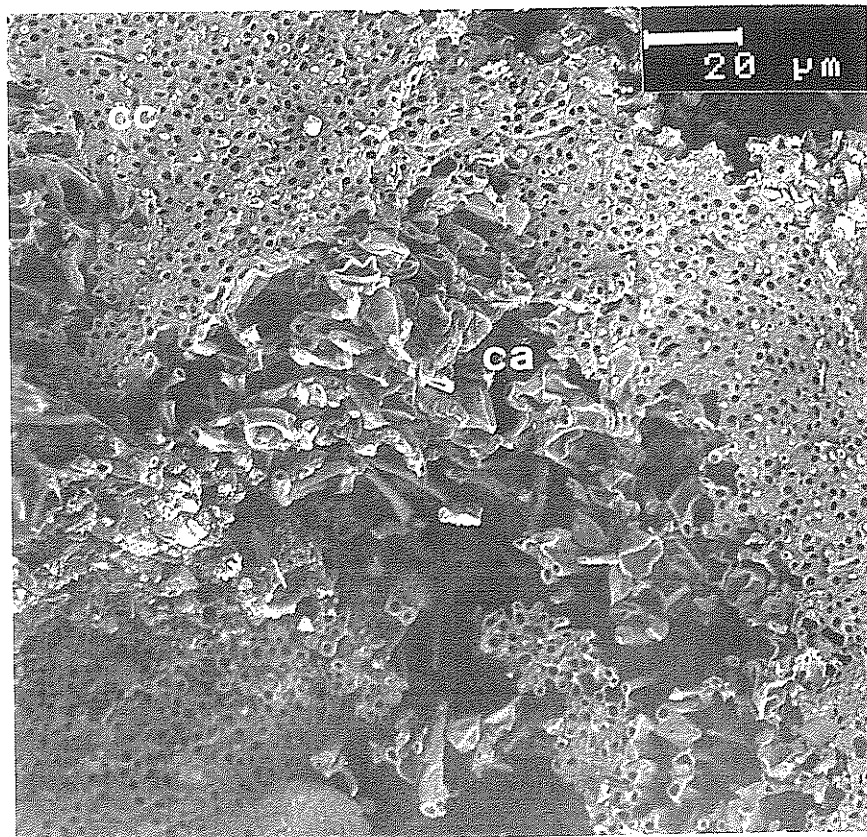
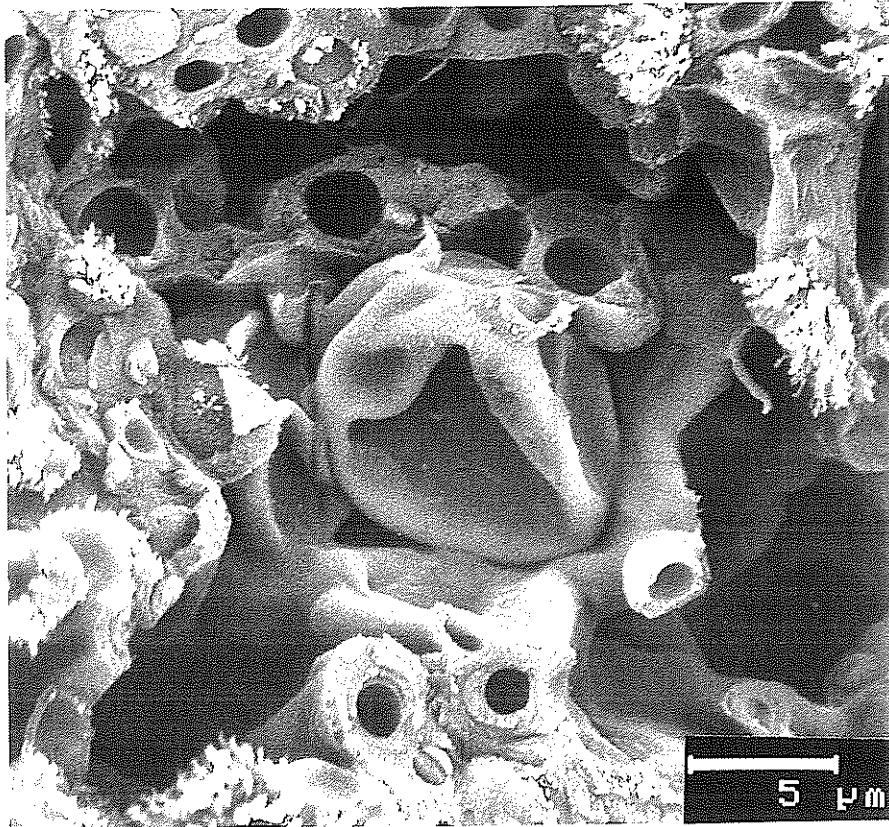


Figura 108. (Página 468).

- (a) Aspecto que presenta la fractura de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM con un nivel de hidratación de un 45 % p.s. La muestra ha sido sometida al proceso de sublimación durante dos minutos. Presenta las mismas características que la figura 107.
- (b) Detalle de la capa cortical con las hifas aparentemente huecas (estrellas) y la superficie rugosa.
- (c) Detalle de algas colapsadas entremezcladas con hifas fúngicas cubiertas de cristales de compuestos de Calcio (flechas).

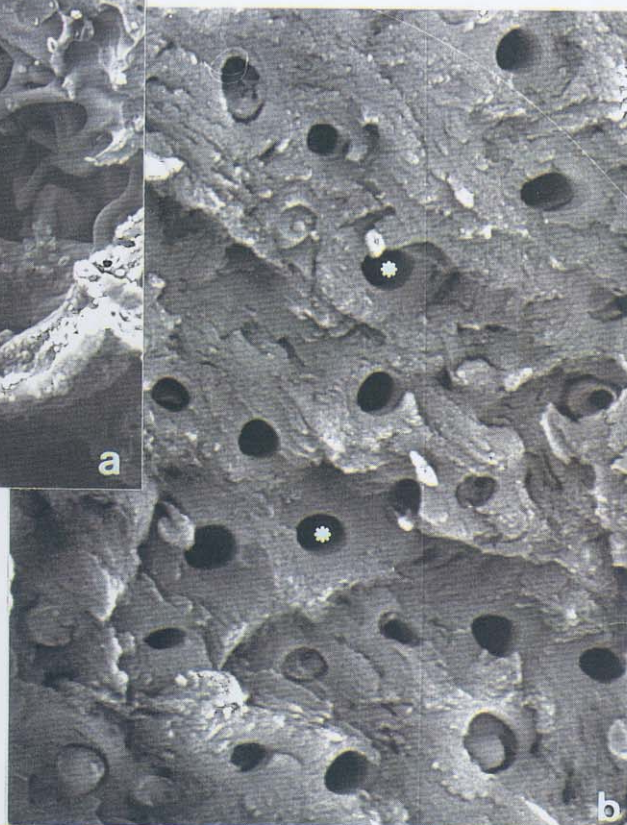
Figura 109. (Página 469).

- (a) Aspecto que presenta la capa cortical de una muestra de *T. lacunosus* cuando se observa con LTSEM para un contenido hídrico de un 10 % p.s. La muestra no ha sido sometida al proceso de sublimación.
 - (b) Detalle de las hifas medulares existentes en la misma fractura utilizada para tomar la imagen anterior. Las flechas señalan cristales, probablemente de Calcio, que aparecen adheridos a la pared de las hifas.
-

108

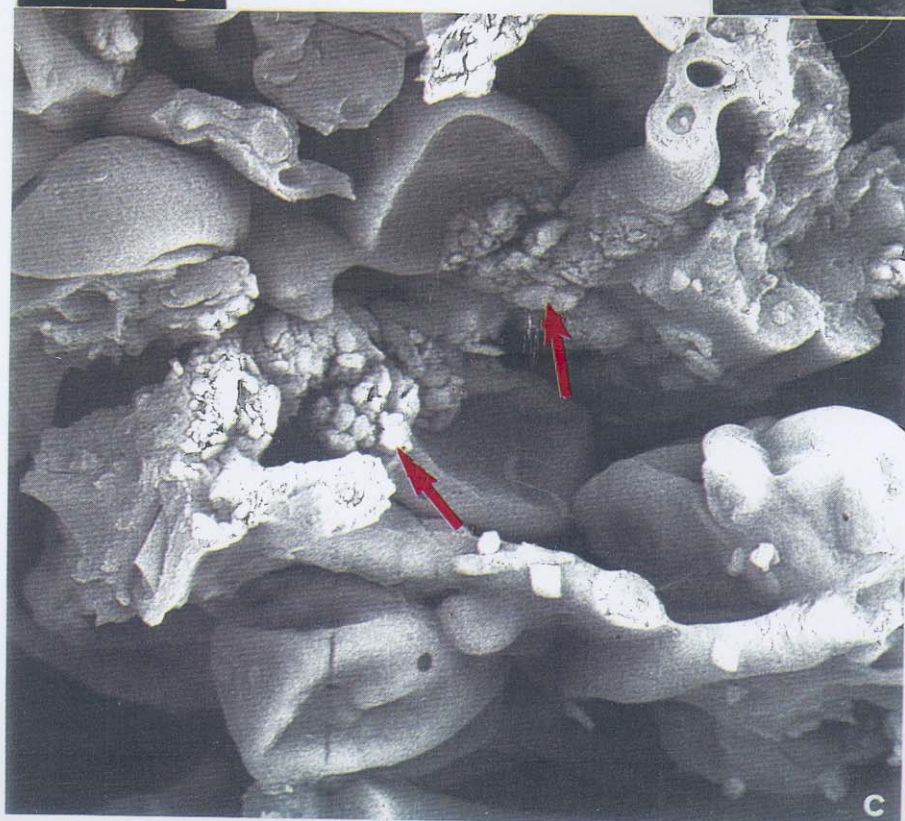


20 μm



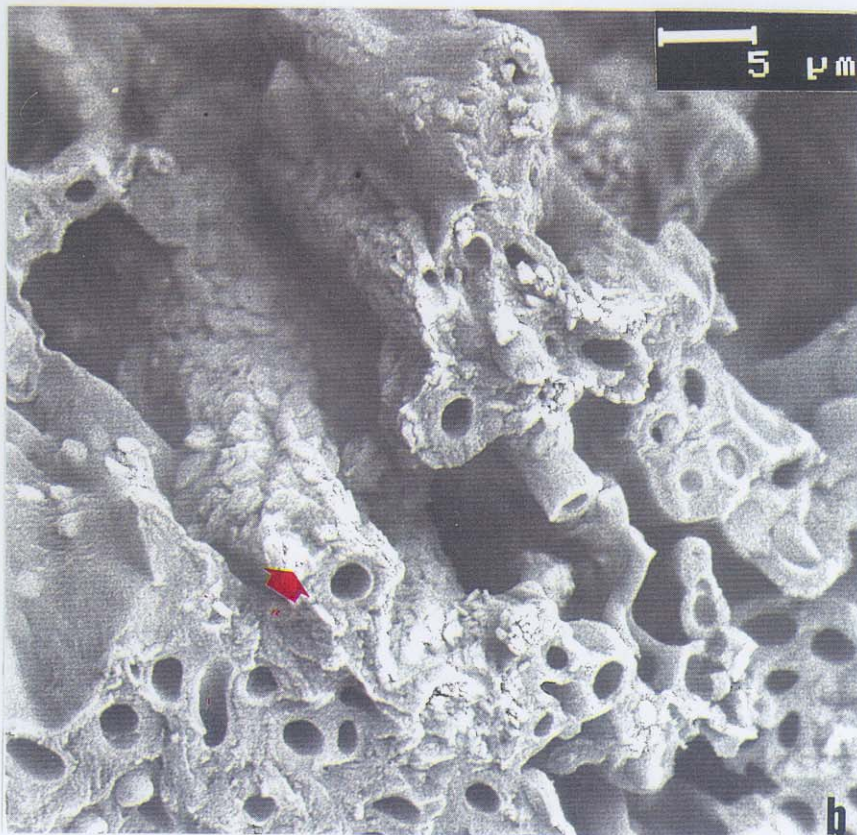
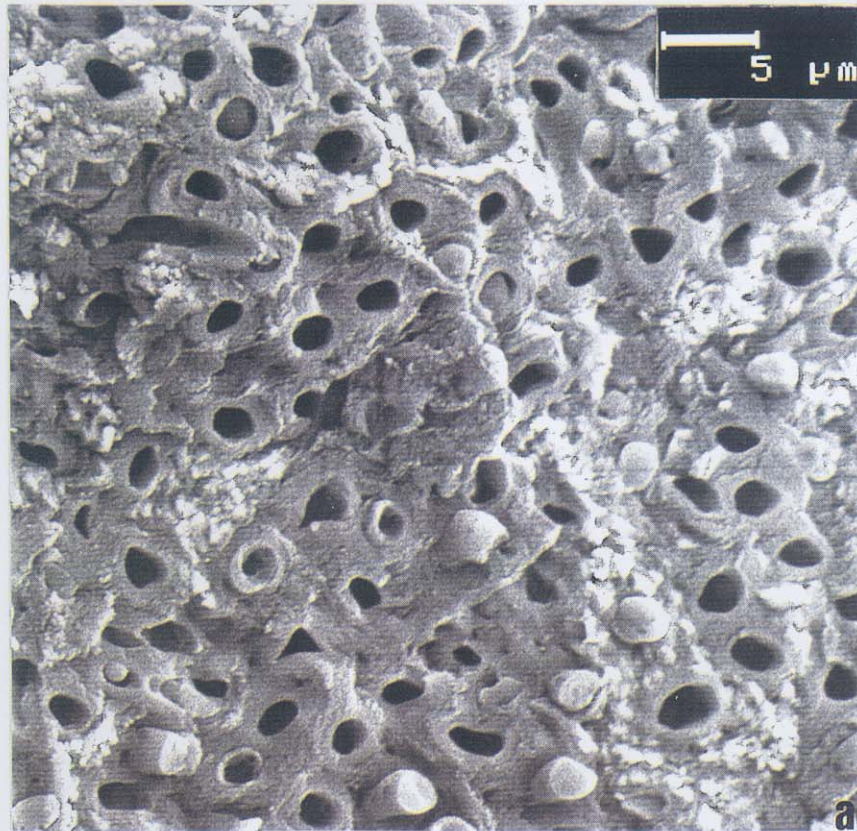
5 μm

5 μm



c

109



RAMALINA BOURGEANA.

7.5.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA ALTOS CONTENIDOS HÍDRICOS.

Para llevar a cabo este estudio se han utilizado diez muestras con un contenido hídrico cercano a un 350 % p.s. y cuatro muestras con un contenido hídrico comprendido entre un 210 % y un 250 % p.s.

La figura 110 muestra el aspecto que adquiere la fractura de una muestra de *R. bourgeana* antes - (a) y (b) - y después - (c) y (d) - de ser sometida al proceso de sublimación cuando el contenido hídrico es cercano al 350 % p.s. La imagen (a) presenta una gruesa capa de hielo superficial, con aspecto liso, que envuelve al talo. Una vez realizado el proceso de sublimación, a nivel de la superficie del talo se observan las estructuras eutécticas (flechas) que se forman tras sublimar el hielo a causa de los solutos que estaban disueltos y quedan precipitados (figura 110d). Esta capa de hielo superficial y el aspecto que toma tras la sublimación del mismo se observa muy bien en las figuras 115a y 115c, que son equivalentes a las figuras 110a y 110c respectivamente, pero procedentes de muestras distintas.

La presencia de esta capa de agua superficial que envuelve al talo ha sido común para todas las muestras estudiadas en este nivel de hidratación.

Cuando se observa el interior del talo de las muestras no sublimadas (figuras 110a y 110b), encontramos una fractura muy plana y carente de relieve en la que no se encuentran huecos intercelulares ocupados por aire, sino que existe gran cantidad de hielo ocupando esos espacios, e incluso ocultando a las hifas fúngicas medulares. A nivel de la médula sólo se observan los cordones del tejido condroide. En cambio, la fractura de la misma muestra después de haber sublimado el hielo (figuras 110c y

110d), adquiere un aspecto tridimensional. Esto es debido a que ha descendido el nivel del hielo que ocupaba los espacios intercelulares, de tal forma que incluso han aparecido las hifas fúngicas medulares que habían quedado inicialmente ocultas por el hielo. En estas figuras 110c y 110d se observan, a nivel de la médula, las estructuras eutécticas que forman los solutos y que indican la presencia previa de agua. En las figuras 114a y 114b se muestra con detalle el aspecto de la capa medular de esta muestra antes y después de sublimar el hielo respectivamente. En las figuras 113a y 113b se muestra un detalle de la capa algal antes y después de someter a la muestra al proceso de sublimación. En la figura 113b destaca la presencia de algas cubiertas de polisacáridos extracelulares del hongo (flechas). También en esa misma figura se observa en los citoplasmas de las hifas que han quedado transversalmente seccionadas la presencia de estructuras eutécticas (estrellas) formadas por los solutos que quedan precipitados tras la sublimación del hielo en que estaban disueltos. Esto indica la presencia de agua en los citoplasmas de las hifas fúngicas medulares y de capa algal.

Aunque esta muestra ha presentado una gran cantidad de agua intercelular a nivel de la médula y capa algal, han existido variaciones en la cantidad de agua intercelular que se ha encontrado en la médula y capa algal entre unas muestras y otras.

Las figuras 115a y 115b muestran la localización del agua en la capa cortical y algal, y la 115e en la capa medular, de una muestra que no ha sido sometida al proceso de sublimación, y que procede de un talo distinto al empleado para obtener las imágenes de las figuras 110, 113 y 114. La comparación de las figuras obtenidas para cada una de las muestras refleja la variabilidad mencionada respecto a la cantidad de agua intercelular intratalina que han presentado las distintas muestras estudiadas. Para facilitar la comparación, las figuras 112a y 112b muestran, antes y después de sublimar respectivamente, la capa cortical y algal de la figura 110, a los mismos aumentos que aparecen en la figura 115a y 115b.

En la fractura a partir de la que se han obtenido las imágenes de la figura 115, la capa algal y medular presenta más relieve que en la fractura de las figuras 110a, 110b, 112a y 114a. Esto es debido a que no presenta los bloques de hielo que ocupan los espacios intercelulares y ocultan a las hifas fúngicas que se encuentran entremezcladas con las algas. Las algas de la imágenes 115a y 115b aparecen cubiertas de cristales que tras la sublimación de la muestra (figura 115d) desaparecen, lo cual indica que son cristales de hielo. Las hifas medulares, también se encuentran recubiertas de unas cristalizaciones blanquecinas que no permiten definir bien su contorno en algunos casos, y que en otros las cubren por completo o sólo dejan ver su citoplasma que ha quedado transversalmente seccionado. Esta muestra ha presentado mucha menor cantidad de agua intercelular, observándose más concentrada alrededor de las paredes de las algas e hifas fúngicas.

En las figuras 116a y 116c se muestra una zona de la capa algal y medular respectivamente de una fractura no sublimada procedente un talo diferente a los empleados para obtener las fracturas de las figuras anteriores. La misma muestra refracturada y sublimada aparece en la figura 116b y 116d. Cuando se compara la figura 116a y 116c con las imágenes 114a, 115b y 115f, se observa que se trata de una muestra que ha presentado menor cantidad de agua intercelular intratalina que las otras dos estudiadas.

Además, el estudio de la fractura que no ha sido sometida al proceso de sublimación (figura 116a) junto con el de la fractura que sí fue sometida a dicho proceso (figura 116b), muestra que las algas y hongos de la primera muestra tienen en su superficie cristales, (con aspecto más o menos prismático), que no aparecen en las paredes de algas y hongos de la muestra sublimada. Esto indica que son cristales de hielo.

Las figuras 116e y 116f muestran un detalle de los cristales que recubren las hifas fúngicas medulares de la figura 116c. Cuando la muestra de la que se ha obtenido

la fractura 116c se vuelve a fracturar, es sometida al proceso de sublimación, y se vuelve a cubrir con oro, la capa medular adquiere el aspecto de la figura 116d. Se puede observar que tras el proceso de sublimación la fractura ha adquirido relieve, lo cual indica que parte de esos cristales que se veían recubriendo las hifas y ocupando parte de los espacios intercelulares eran cristales de hielo. Pero sin embargo las hifas fúngicas siguen apareciendo recubiertas de unos cristales con aspecto filamentoso que se observan con detalle en las figuras 116g y 116h. Cuando se compara las figuras 116g y 116h con las figuras 116e y 116f se observa que en la fractura no sublimada hay cristales con aspecto de filamento grueso y otros más redondeados (como los de la figura 116f), así como zonas de acumulación de cristales que cubren a las hifas o con cristales que ocupan parte de los huecos intercelulares (figura 116e). Sin embargo en la fractura sublimada sólo aparecen cristales con aspecto de filamento fino (figuras 116g y 116h). Esto sugiere que las hifas fúngicas presentan en la superficie de sus paredes sustancias liquénicas con aspecto filamentoso que en muestras hidratadas actúan como núcleos de condensación de cristales de hielo. En la figura 117 se muestran distintas imágenes de este fenómeno.

Para este nivel de hidratación, las hifas fúngicas han aparecido turgentes, y en aquellas que han quedado transversalmente seccionadas se observan los citoplasmas completamente hidratados. Esto indica que también se almacena gran cantidad de agua en los citoplasmas de las hifas.

En las figuras 112b, 113b, 115d, 116a y 116b se puede apreciar que las células algales están muy turgentes, lo cual indica que se encuentran llenas de agua.

Por tanto en las muestras con un contenido hídrico cercano al 350 % p.s., además de la gruesa capa de agua superficial, cuya presencia ha sido común a todas las muestras estudiadas, es posible encontrar agua almacenada en el interior de células algales e hifas fúngicas de capa algal y medular. Además, también el agua se localiza en los espacios intercelulares de la capa algal y medular, si bien a este nivel se han

encontrado diferencias entre unas muestras y otras. Lo más frecuente ha sido observar fracturas de talo en las que el agua congelada se ha encontrado localizada a nivel de las paredes de algas e hifas formando cristales y gotas más o menos redondeadas que en parte ocupan los espacios intercelulares y que, en determinadas zonas, compactan en mayor medida a las hifas medulares entre sí. En general las fracturas han aparecido con más espacios intercelulares llenos de aire que en el caso de las de *T. lacunosus* en las que ha sido frecuente encontrar bloques de agua que ocupan toda la médula y originan fracturas muy planas y carentes de relieve. Solamente en una fractura de todas las estudiadas en los talos de *R. bourgeana* se han observado los espacios intercelulares de capa algal y medular totalmente llenos de agua.

Se han estudiado también distintas muestras con un contenido hídrico comprendido entre un 210 % y un 250 % p.s. Los resultados obtenidos para este nivel de hidratación han sido muy similares para las distintas muestras estudiadas. En la figura 118 se muestra el aspecto de estas fracturas.

En ellas se ha perdido la capa de agua superficial que rodeaba al talo cuando el contenido hídrico era más elevado. No existe agua ocupando los espacios intercelulares. Pero además tampoco se detecta - excepto en algunas zonas muy localizadas de alguna fractura - ni en la capa algal ni en la medular la presencia de estructuras eutécticas. Esto parece indicar que no existía agua ocupando los espacios intercelulares antes de realizar el proceso de sublimación.

Las algas aparecen muy turgentes, por lo que tienen almacenada gran cantidad de agua en su interior, al igual que las hifas fúngicas de capa algal y medular.

Las hifas medulares aparecen cubiertas de forma muy profusa por los cristales con forma de fino filamento que se han descrito ya en otras muestras que han sido sometidas al proceso de sublimación.

En todas las muestras estudiadas, tanto en las de contenido hídrico cercano al 350 % p.s. como en las cercanas a 210-250 % p.s., la capa cortical ha almacenado gran cantidad de agua. Las figuras 111a y 111b muestran un detalle del aspecto de la capa cortical de las figuras 110a y 110c respectivamente. En ambas imágenes la matriz gelatinosa que une las paredes de las hifas aparece con un aspecto liso y suave debido al agua que almacena en su interior. Las hifas de la capa cortical de la muestra que no ha sido sublimada presentan una superficie de aspecto granulado, y algunas de ellas incluso tienen unas cristalizaciones con forma de aguja. Las hifas de la muestra en que se ha sublimado el hielo presentan una superficie de aspecto suave y no se encuentran en ellas las cristalizaciones con aspecto de aguja. Por tanto las hifas corticales de la muestra que no ha sido sublimada se encuentran recubiertas de hielo y en algunas de ellas, éste aparece originando cristales con forma de aguja.

Las hifas corticales de la muestra que no ha sido sublimada aparecen muy turgentes con sus citoplasmas llenos de agua. Cuando se realiza el proceso de sublimación se pierde parte del agua que se encontraba en el interior de las hifas y éstas quedan como aparecen en la figura 111b, o 118b es decir, se amplía el espacio del hueco entre la pared de la hifa y la matriz gelatinosa que la alberga.

Figura 110. (Página 478). Aspecto de la fractura de una muestra de *R. bourgeana* cuando se encuentra hidratada hasta saturación (300 % de hidratación p.s.).

- (a) Fractura de una muestra que no ha sido sometida al proceso de sublimación.
- (b) Detalle de la imagen anterior.
- (c) Misma fractura tras haber sido sometida al proceso de sublimación.
- (d) Detalle de la fractura mostrada en la imagen (c). Las flechas señalan estructura eutécticas en la capa medular.

Las imágenes (a) y (b) muestran una fractura plana y carente de relieve mientras que las imágenes (c) y (d) muestra una fractura tridimensional y con huecos de aire. Esto indica la presencia de gran cantidad de hielo ocupando los huecos intercelulares en la fractura que no fue sublimada. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada).

h.s.: capa de hielo superficial; c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal; c.m.: capa medular.

Escala: a y c = 85 μm ; b y d = 45 μm .

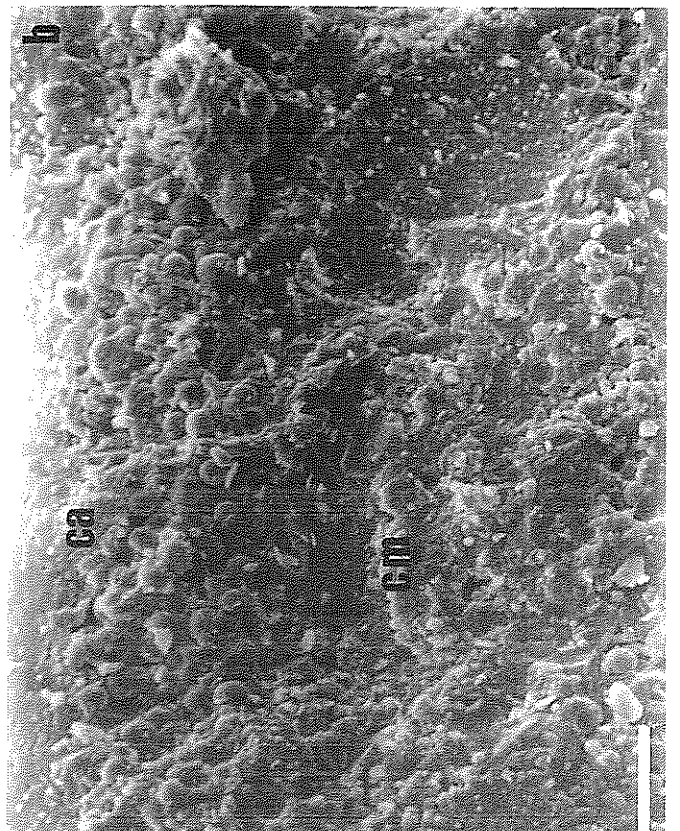
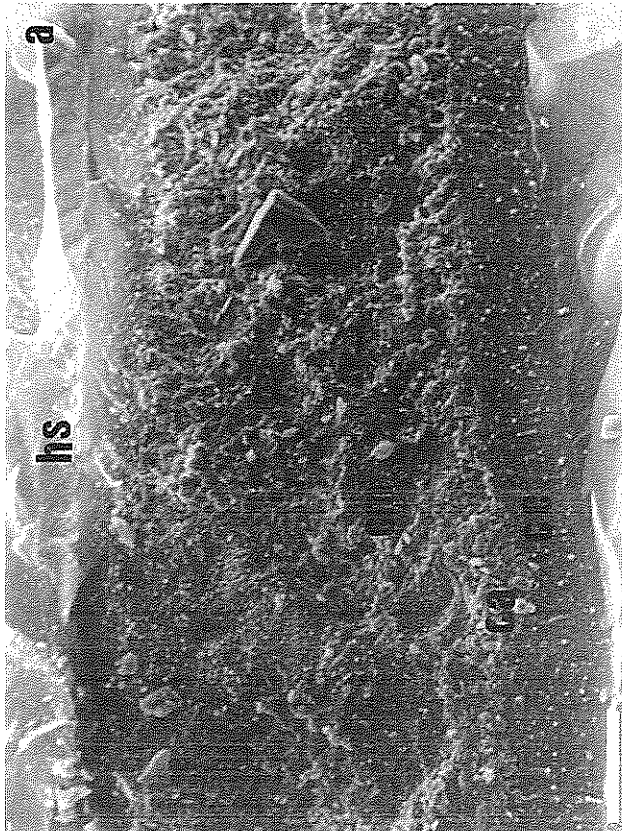
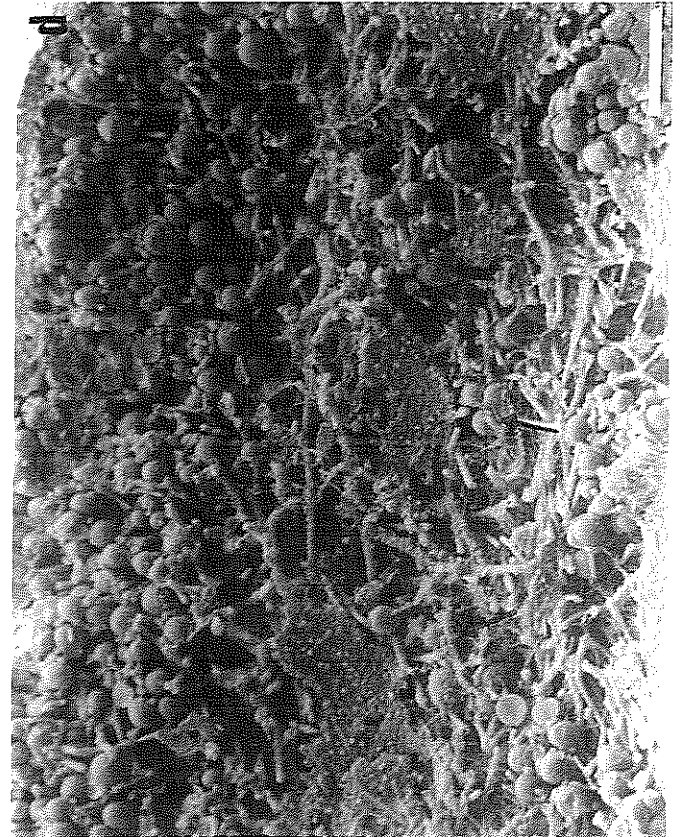
Figura 111. (Página 479). (Estas fotos deben observarse en posición apaisada).

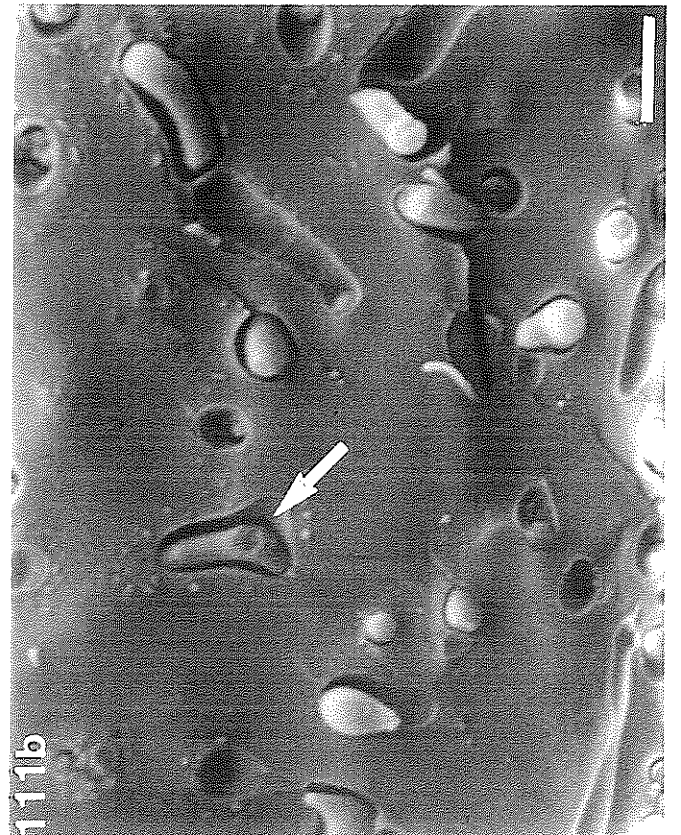
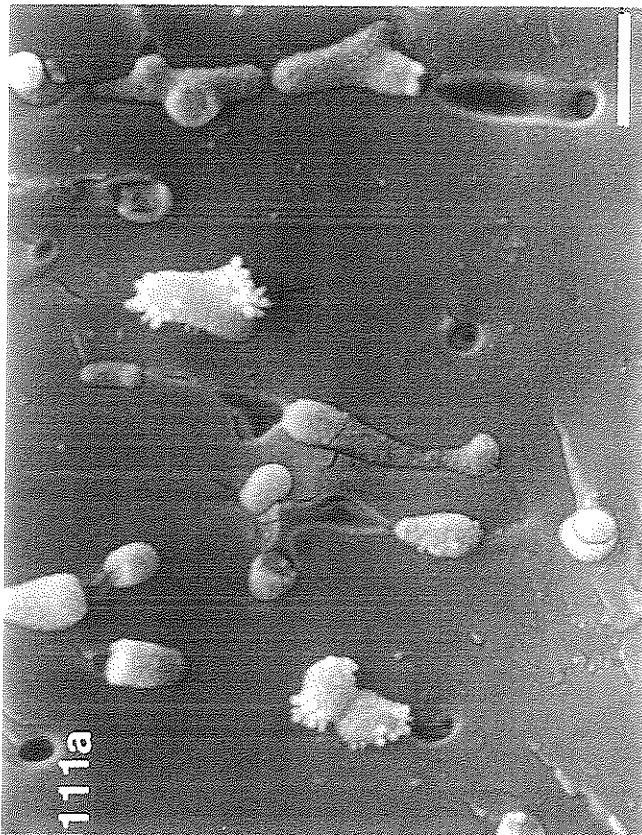
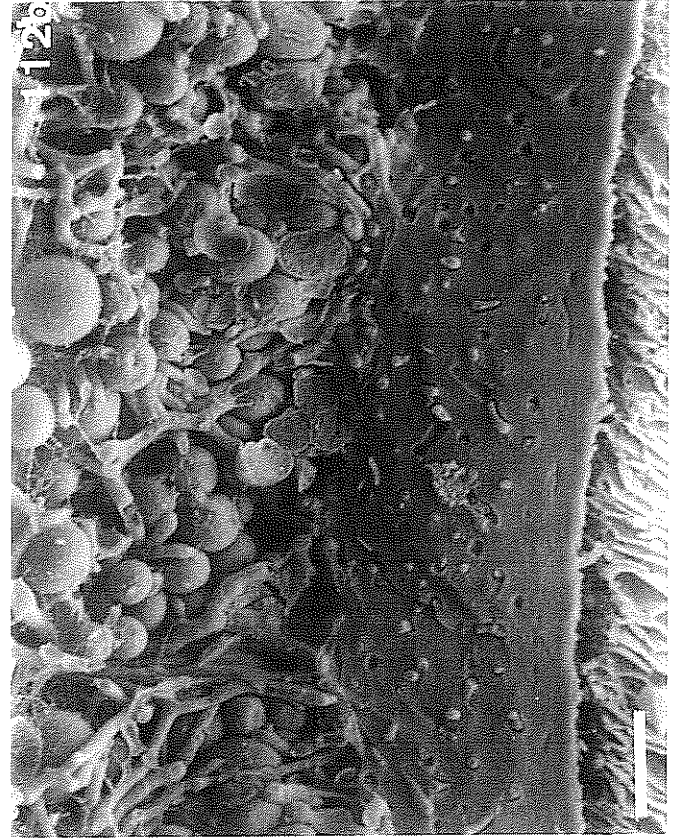
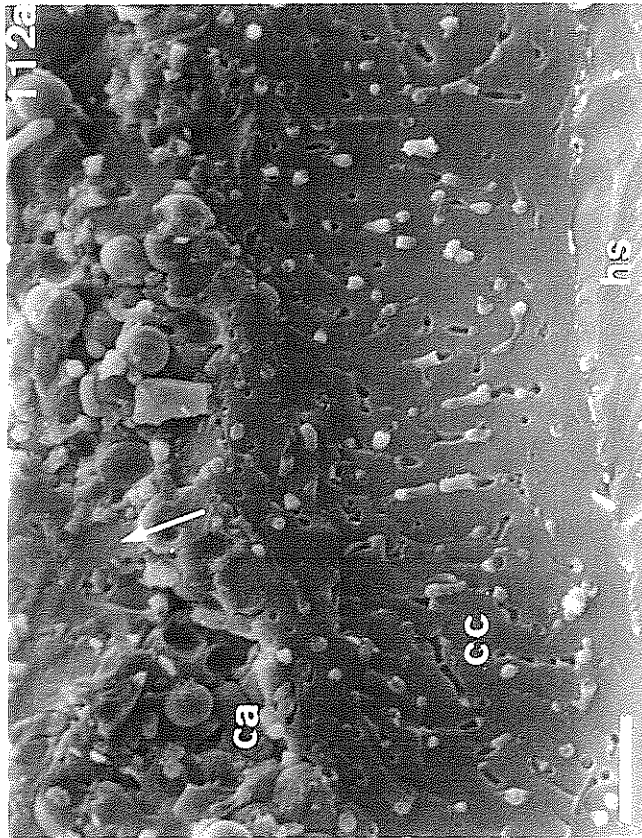
- (a) Detalle del aspecto de la capa cortical de la imagen 110a. Hifas turgentes y con cristales de hielo con forma de aguja en su superficie (flechas). Escala = 5 μm .
- (b) Detalle del aspecto de la capa cortical de la imagen 110c. Destacan los huecos que quedan entre la pared de la hifa y el espacio de la matriz gelatinosa que alberga a la hifa (flechas). Paredes de las hifas lisas y sin cristales de hielo. Escala = 5 μm .

Figura 112. (Página 479). Detalle del aspecto de la capa de hielo superficial (h.s.), capa cortical (c.c.) y capa algal (c.a.) de una fractura antes (a), y después (b) de ser sometidas al proceso de sublimación. Las imágenes proceden de la misma fractura utilizada en las figuras 110 y 111. En la imagen (a) se detectan bloques de hielo (flechas) en los espacios intercelulares de la capa algal. En la imagen (b) tras la sublimación de la muestra han desaparecido los bloques de hielo de forma que la fractura ha adquirido un relieve del que carecía antes de sublimar el hielo. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala = 20 μm en ambas fotos.

Figura 113. (Página 480). Detalle del aspecto de la capa algal en una muestra antes (a), y después (b) de ser sometida al proceso de sublimación. Las imágenes proceden de la misma fractura utilizada en las figuras 110 y 111. Cabe destacar la presencia de hielo intercelular en la capa algal de la fractura no sublimada (flechas). En la imagen (b) las flechas señalan la presencia de polisacáridos extracelulares del hongo en la superficie de las algas. Las estrellas muestran las estructuras eutécticas que aparecen en los citoplasmas de las hifas fúngicas medulares que han quedado transversalmente seccionadas. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala = 5 μm .

Figura 114. (Página 480). Detalle del aspecto de la capa medular en una muestra antes (a), y después (b) de ser sometidas al proceso de sublimación. Las imágenes proceden de la misma fractura utilizada para obtener las figuras 110 y 111. En la imagen (a) se observan los bloques de hielo que ocupan los espacios intercelulares de la médula y que ocultan a las hifas fúngicas (flechas). En la figura (b) se observan las estructuras eutécticas (flechas) que se forman tras la sublimación del hielo. (Estas fotos deben observarse en posición apaisada). Escala = 20 μm .





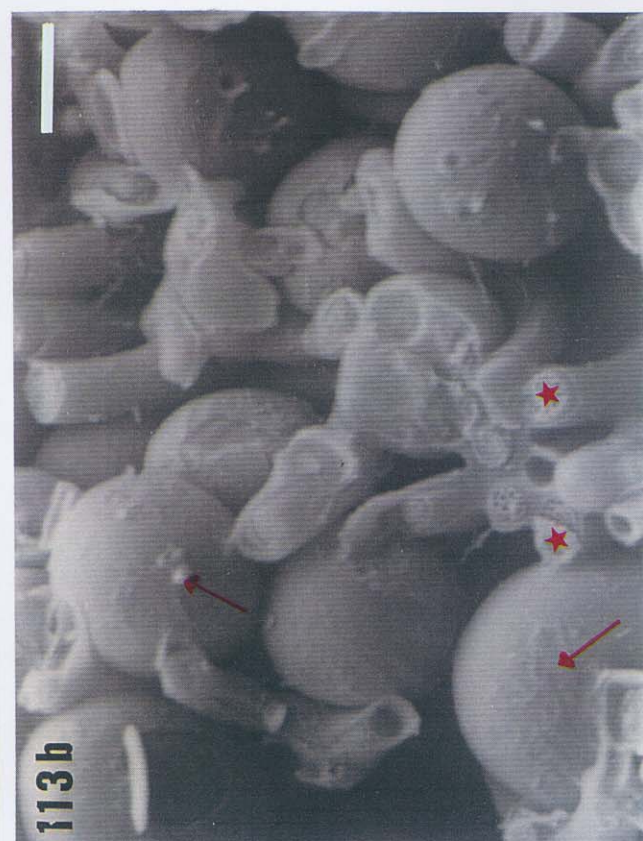
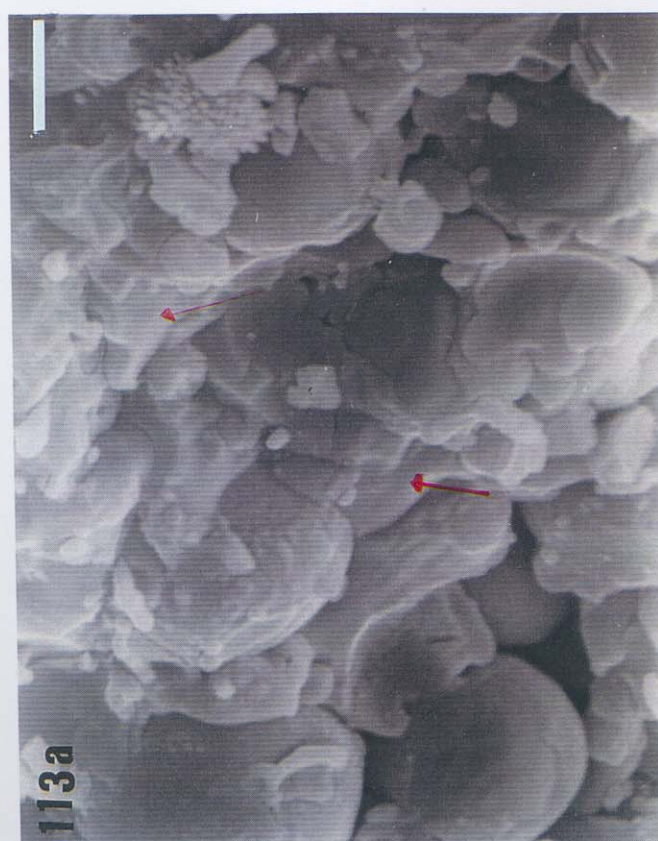
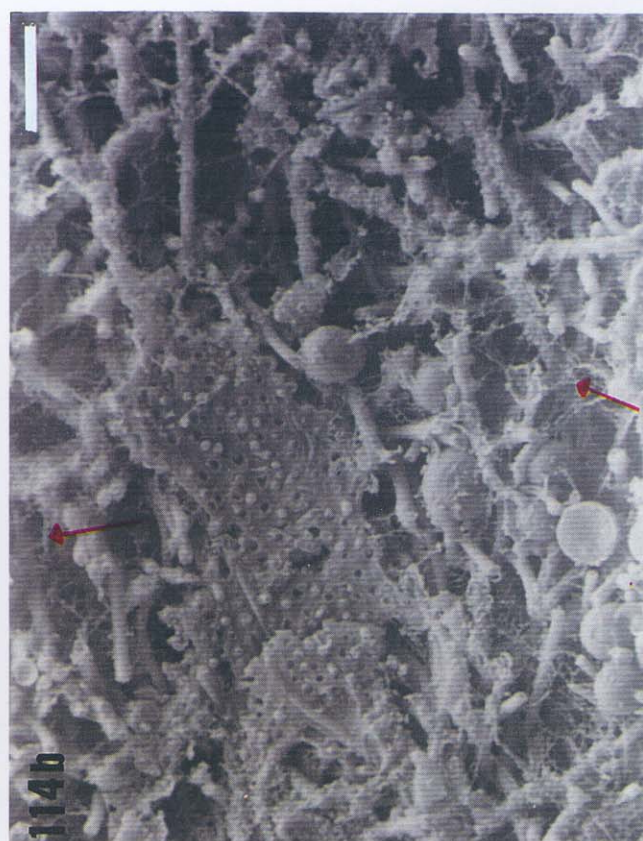


Figura 115. (Páginas 483 y 484). Distintos aspectos de la fractura de una muestra de *R. bourgeana* cuando se encuentra hidratada hasta saturación (300 % de hidratación p.s.). Las imágenes de esta figura proceden de un talo distinto al utilizado en la figura 110.

- (a) Capa de hielo superficial (h.s.), capa cortical (c.c.) y capa algal (c.a.) de una fractura que no ha sido sometida al proceso de sublimación. Escala = 20 μm .
- (b) Capa cortical y algal de la misma fractura de la imagen (a). Las flechas señalan los cristales de hielo que aparecen en la superficie de las células algales e hifas fúngicas. Escala = 20 μm .
- (c) Fractura procedente de la misma muestra que la fractura de la imágenes (a) y (b) pero tras haber sido sometida al proceso de sublimación. Capa de hielo superficial en forma de estructuras eutécticas (h.s.), capa cortical (c.c.), algal (c.a.) y medular (c.m.). Las flechas señalan estructuras eutécticas en la capa medular. Escala = 45 μm
- (d) Capa cortical, algal y medular de la misma fractura de la imagen (c). Las flechas señalan estructuras eutécticas en la capa medular. Destaca la desaparición de los cristales de hielo que en la fotografía (b) se encontraban en la superficie de las células algales. Escala = 20 μm .
- (e) Detalle de la capa medular de la fractura utilizada para obtener la imagen (a). Las flechas señalan los cristales de hielo que aparecen alrededor de las hifas fúngicas medulares. Escala = 20 μm .

Figura 116. (Páginas 485 y 486). Distintos aspectos de la fractura de una muestra de *R. bourgeana* cuando se encuentra hidratada hasta saturación (300 % de hidratación p.s.). Las imágenes de esta figura proceden de fracturas obtenidas a partir de un talo distinto al utilizado en la figura 110 y distinto al utilizado en la figura 115.

- (a) Detalle de la capa algal de una fractura que no fue sometida al proceso de sublimación. Apenas se observa hielo intercelular intratalino, aunque sí se aprecian cristales de hielo en las paredes de algas e hifas (flechas). Escala = 10 μm .
- (b) Detalle de la capa algal de una fractura procedente de la misma muestra que la fractura de la imagen (a), pero obtenida tras ser sometida al proceso de sublimación.

Han desaparecido los cristales de hielo que se encontraban en la superficie de las algas e hifas. Escala = 10 μm .

- (c) Detalle de la capa medular de la fractura mostrada en la imagen (a). Escala = 20 μm .

- (d) Detalle de la capa medular de la fractura mostrada en la imagen (b). Escala = 20 μm .

- (e) y (f) Detalle de los cristales de hielo que aparecen recubriendo la superficie de las hifas fúngicas medulares mostradas en la imagen (c). Escala: e = 5 μm ; f = 2.5 μm .

- (g) y (h) Aspecto que adquieren los cristales mostrados en las imágenes (e) y (f) tras someter a la fractura al proceso de sublimación. Estas imágenes proceden de la misma fractura que la de la imagen (d). Escala = 5 μm .

(Estas fotos deben observarse en posición apaisada).

Figura 117. (Página 487). Aspecto de las hifas medulares de una fractura que no ha sido sometida al proceso de sublimación. La muestra a partir de la que se ha preparado esta fractura procede de un talo diferente a los utilizados para preparar las fracturas de las figuras anteriores. Su contenido hídrico era de un 350 % p.s. Son destacables las gotas de agua congelada (estrellas) que aparecen recubriendo las hifas y ocupando parte de los espacios intercelulares, así como los cristales de hielo que recubren los cristales de sustancias liquénicas (flechas). Escala: 10 μm foto superior; 5 μm fotos central e inferior.

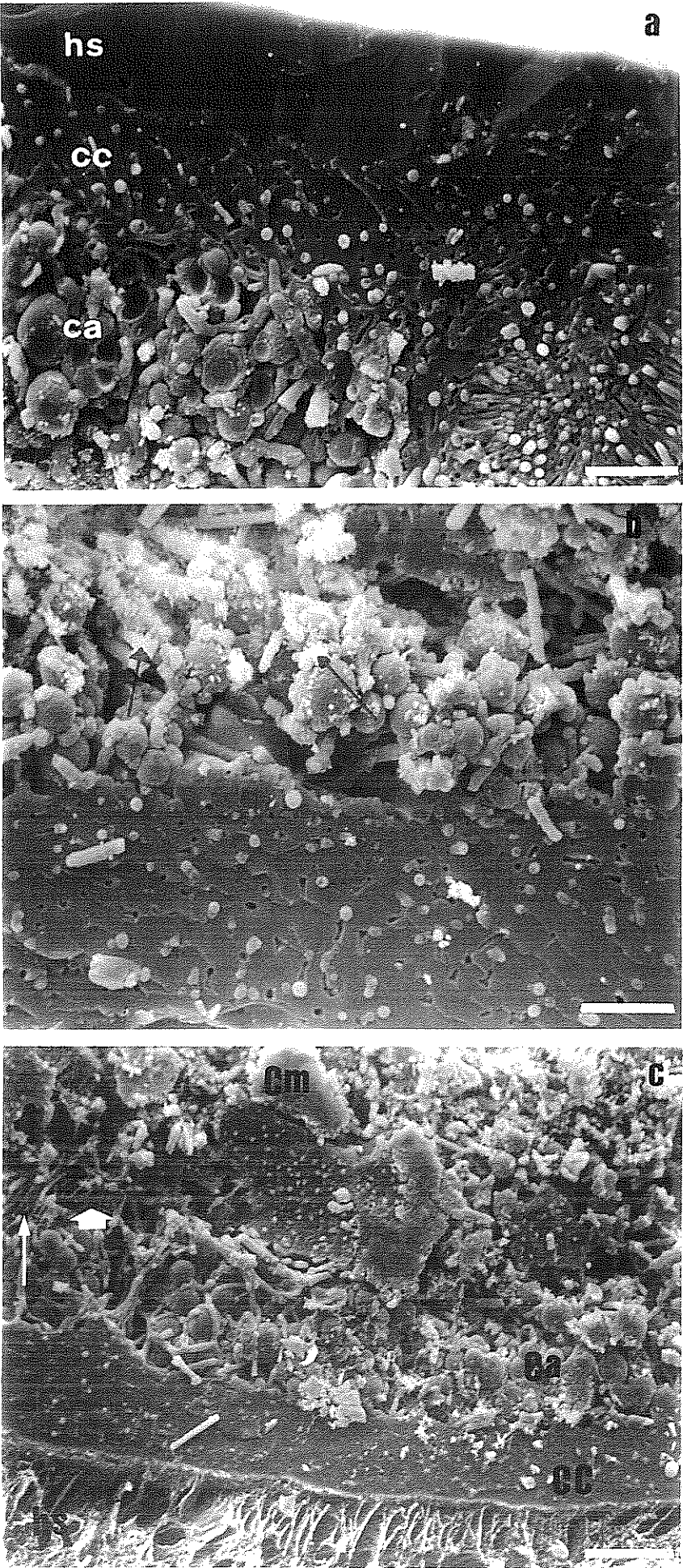
Figura 118. (Página 488). Aspecto de una fractura sometida al proceso de sublimación, procedente de un talo cuyo contenido hídrico era de un 210 % p.s.

- (a) Aspecto general de la capa cortical (c.c.), capa algal (c.a.), y capa medular (c.m.). Destacan la gran cantidad de cristales con forma de filamento (probablemente sustancias liquénicas), que se encuentran recubriendo a las hifas fúngicas medulares.

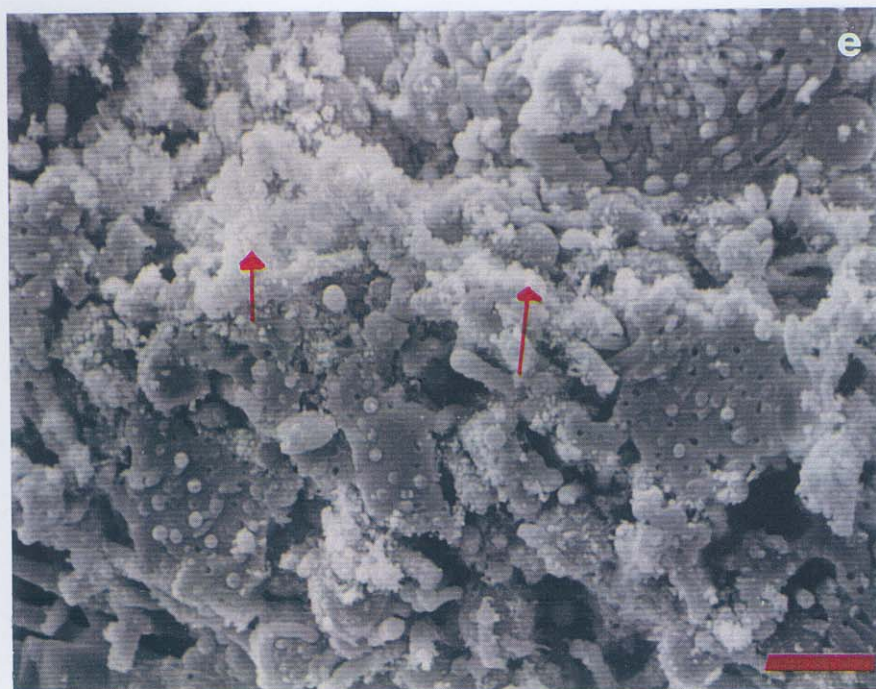
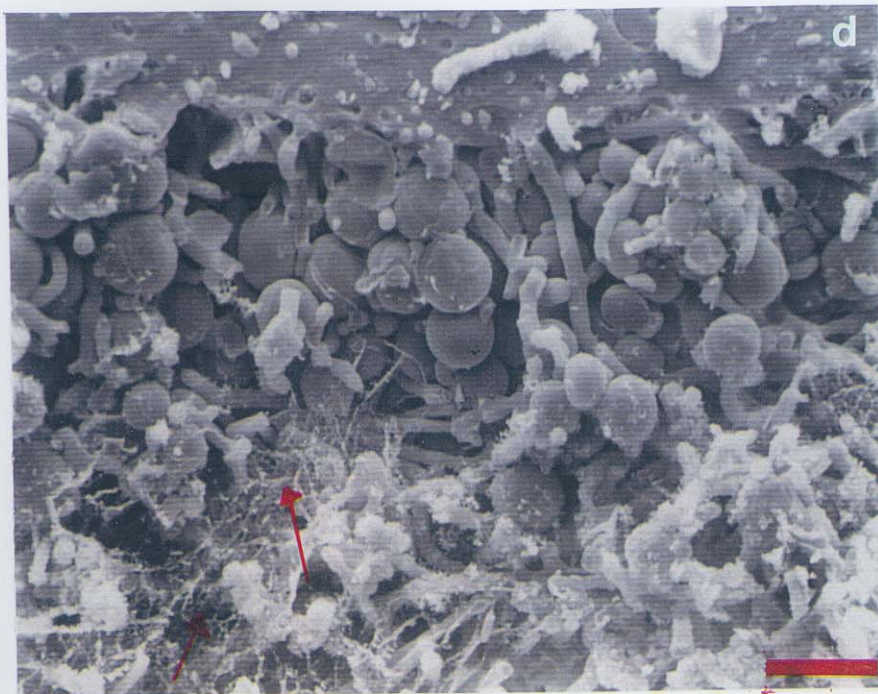
- (b) Detalle de la capa cortical. Las flechas señalan el espacio que queda entre la pared de la hifa cortical y la matriz gelatinosa que alberga a la hifa.

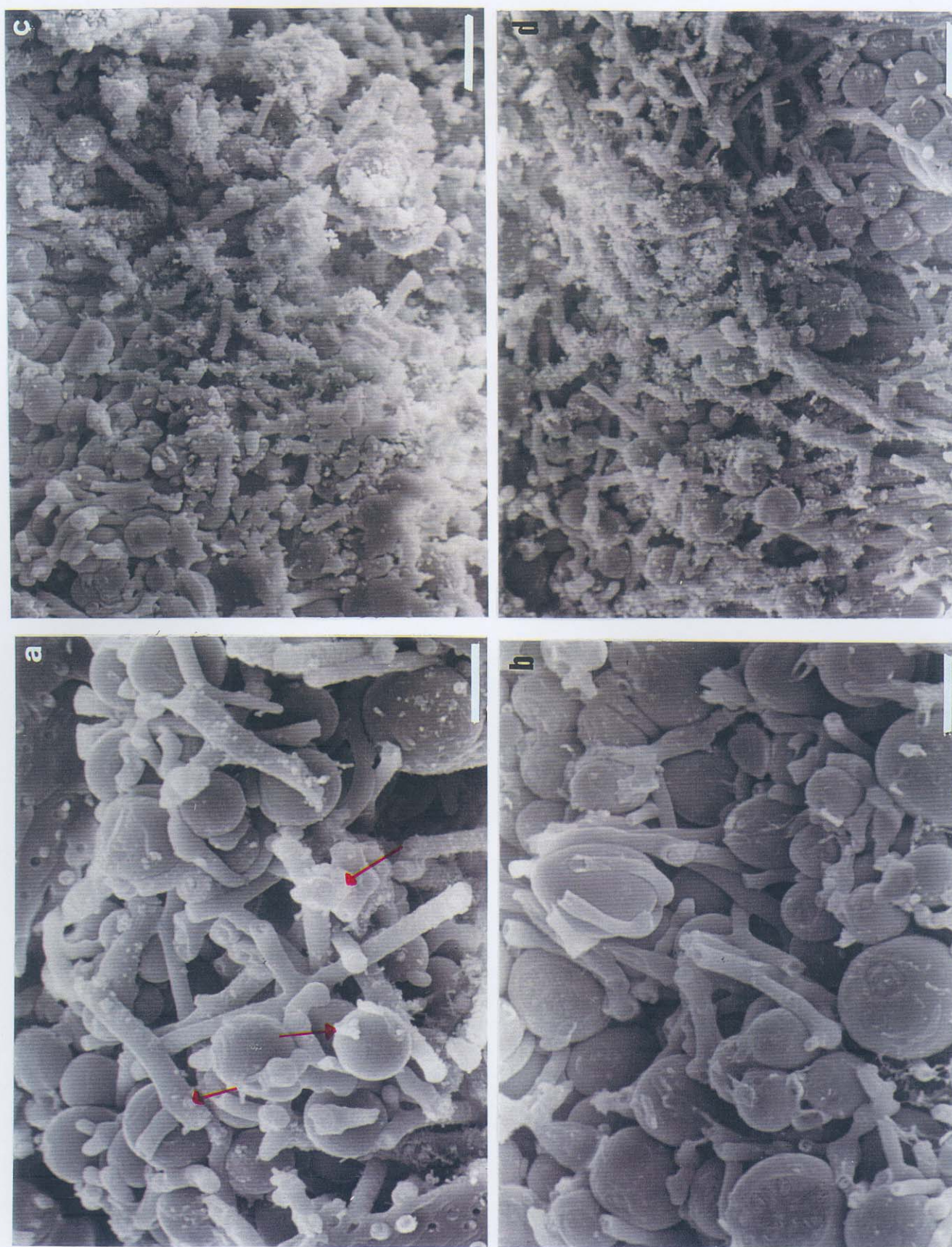
- (c) Detalle del aspecto de la capa medular y de los cristales con forma de filamento que aparecen adheridos a la pared de las hifas medulares.

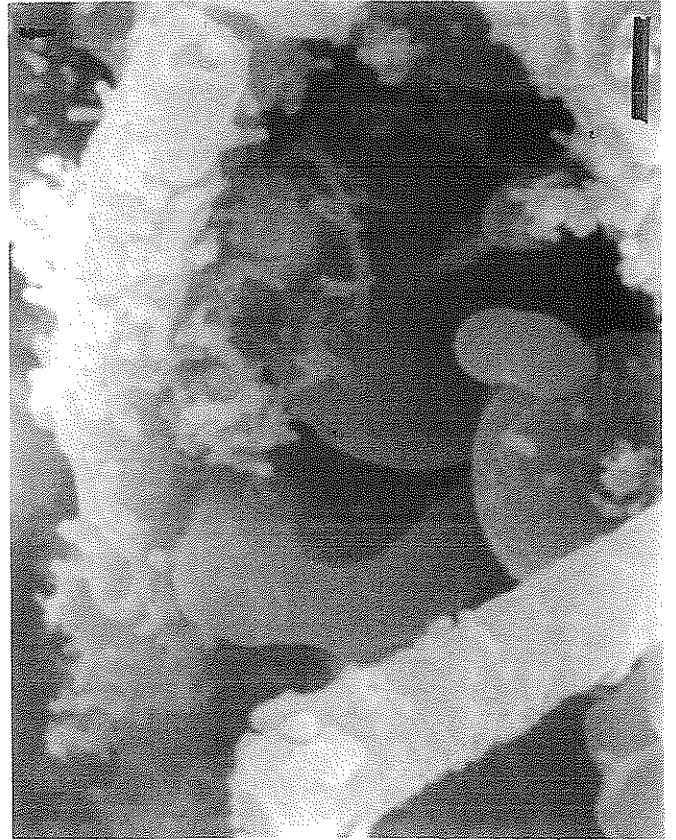
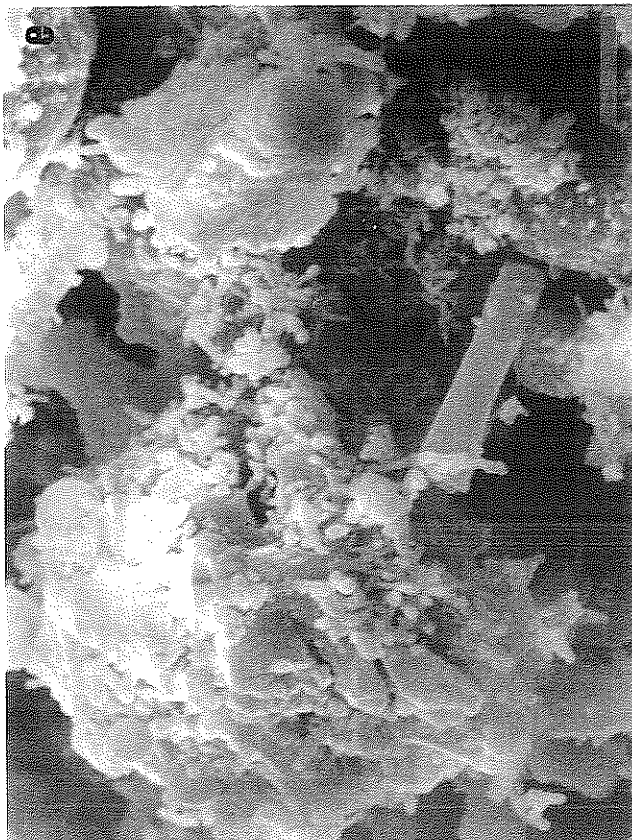
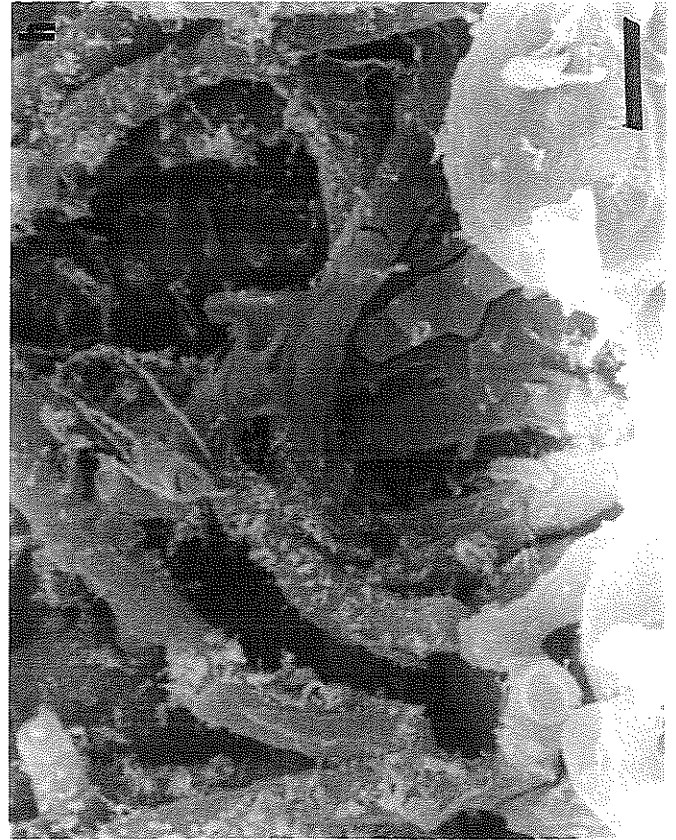
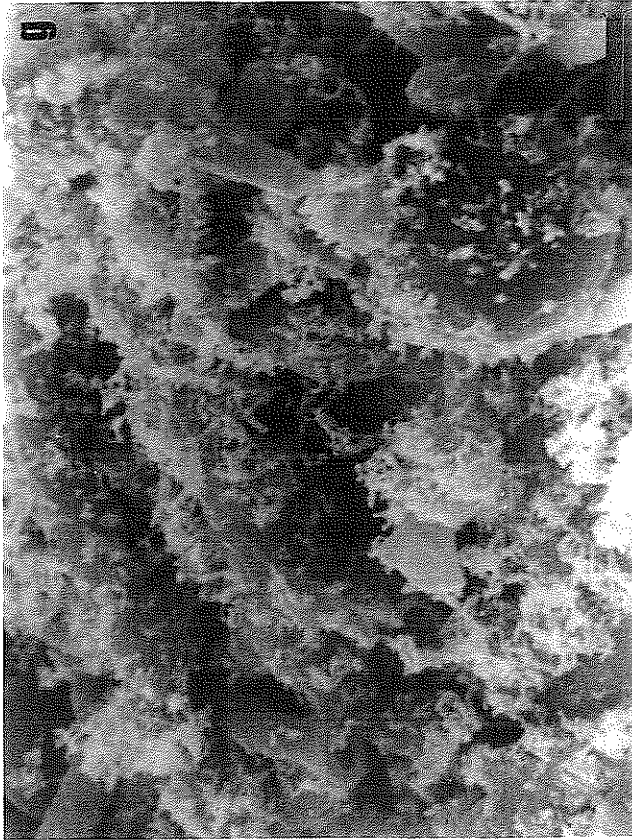
115



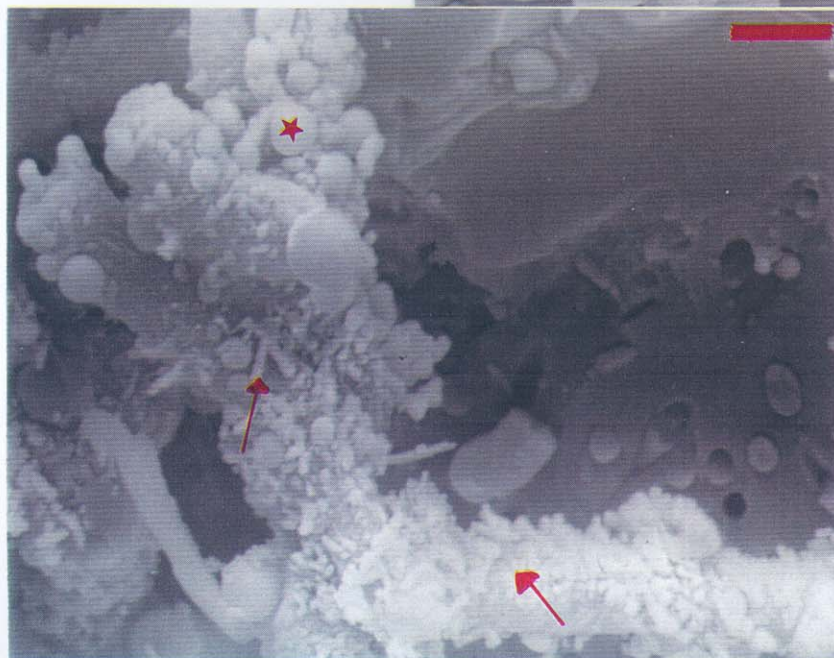
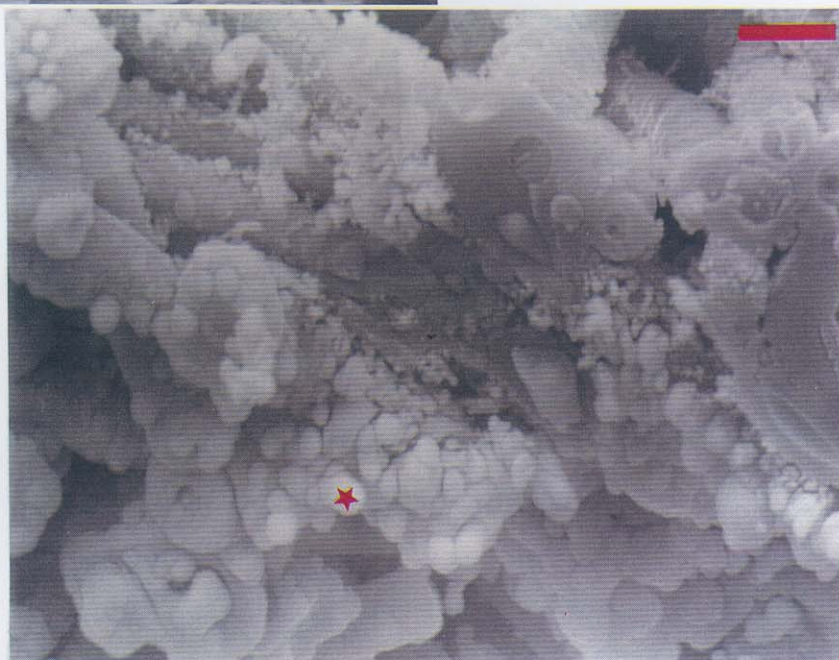
115

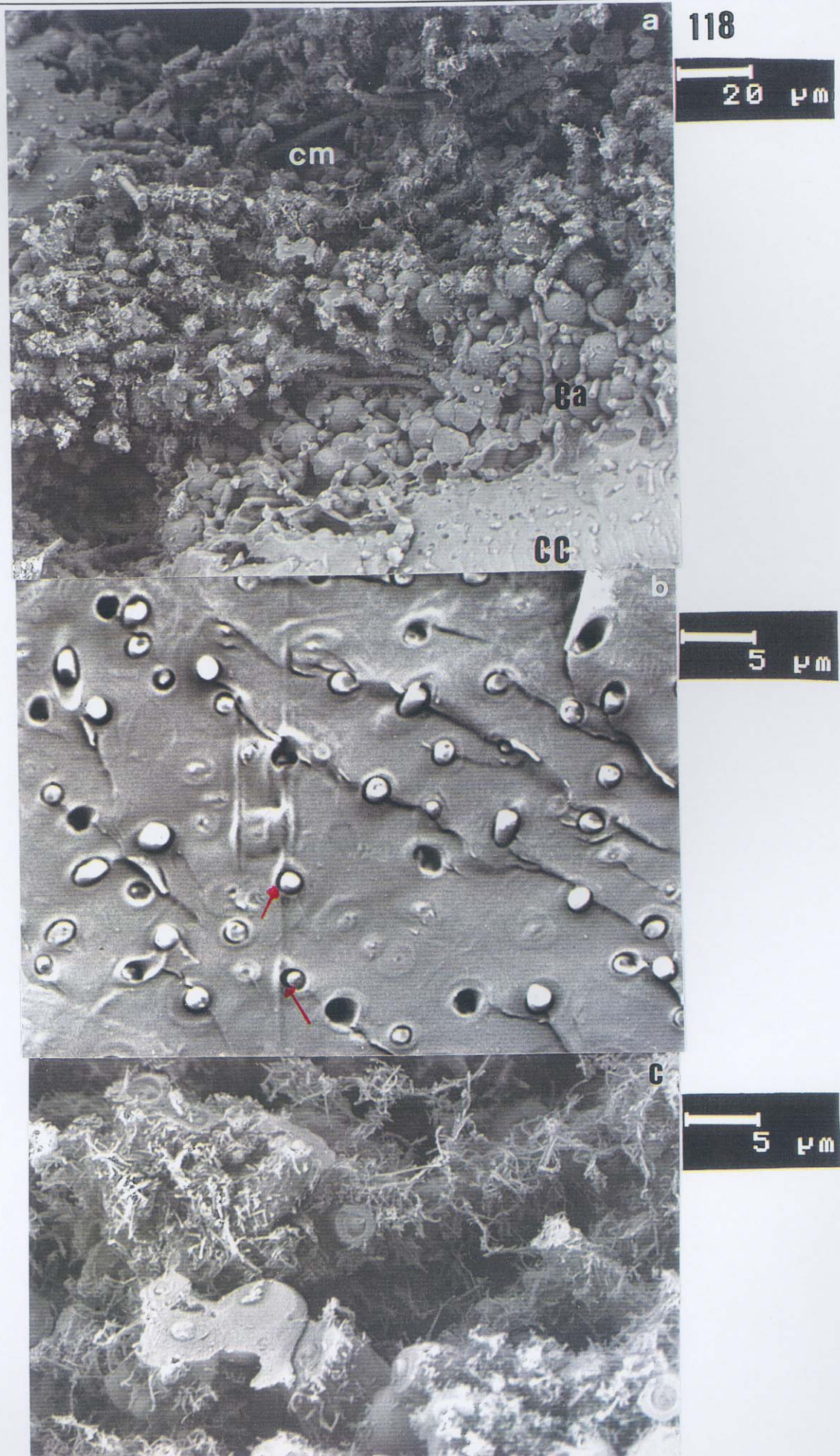






117





7.6.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA EL CONTENIDO HÍDRICO EN EL QUE LA FOTOSÍNTESIS NETA ALCANZA SU VALOR MÁXIMO.

Para poder conocer la localización del agua en el interior del liquen en el momento en que la FN alcanza su máximo valor se han estudiado cuatro fracturas cuyos contenidos hídricos han oscilado entre un 140 % y un 185 % p.s.

En todas las fracturas se puede observar que la capa de agua superficial se ha perdido en su totalidad (figura 119a).

Respecto al agua intercelular intratalina, todavía se ha encontrado en determinadas zonas del talo, aunque en general los espacios intercelulares de la capa algal y medular han estado libres de agua. Esto se observa en las figuras 119a, 119b y 119d que proceden de una muestra no sublimada. La primera es una visión general del talo fracturado transversalmente, la segunda muestra una zona de la capa algal libre de agua intercelular, y en la tercera se observa un resto de hielo intercelular en la capa medular. Cuando se sublima el hielo se detectan en algunas zonas de la capa algal y medular las estructuras eutécticas que forman los solutos que estaban disueltos en el agua (figuras 120a y 120b).

Además, en comparación con las observaciones realizadas sobre muestras con un alto contenido hídrico, es destacable el hecho de que las hifas fúngicas ya no se encuentran recubiertas de cristales de hielo que llegaban a ocupar parte de los espacios intercelulares. La figura 119e muestra un detalle de las hifas fúngicas medulares. Se encuentran recubiertas por una redcilla, que posiblemente esté formada por polisacáridos propios de la pared fúngica (ya que apenas cambia su aspecto tras el proceso de sublimación). Pero ya no aparecen rodeados de esas gruesas gotas de hielo que se veían en muestras muy hidratadas.

La capa cortical, como se muestra en las figuras 119b y 120a sigue presentando un aspecto muy similar al ya explicado para muestras muy hidratadas, con la diferencia de que las hifas ya no aparecen recubiertas de cristales de hielo, lo cual indica que dicha capa también ha perdido algo de agua.

Las células algales aparecen todavía muy turgentes y redondeadas, lo cual indica que todavía tienen almacenada gran cantidad de agua en su interior (figuras 120a y 120b). En la figura 119c se muestran las células algales con detalle y es posible observar que también han perdido la capa o los cristales de hielo, (según los casos), que aparecían en su superficie en muestras altamente hidratadas.

Las hifas fúngicas de capa algal y médula están también turgentes pero algunas de ellas ya comienzan a presentar los citoplasmas aparentemente huecos como se observa en las figuras 119b y 119d (indicado con flechas).

El tejido condroide, (figuras 119d y 120a), todavía presenta agua almacenada en su interior.

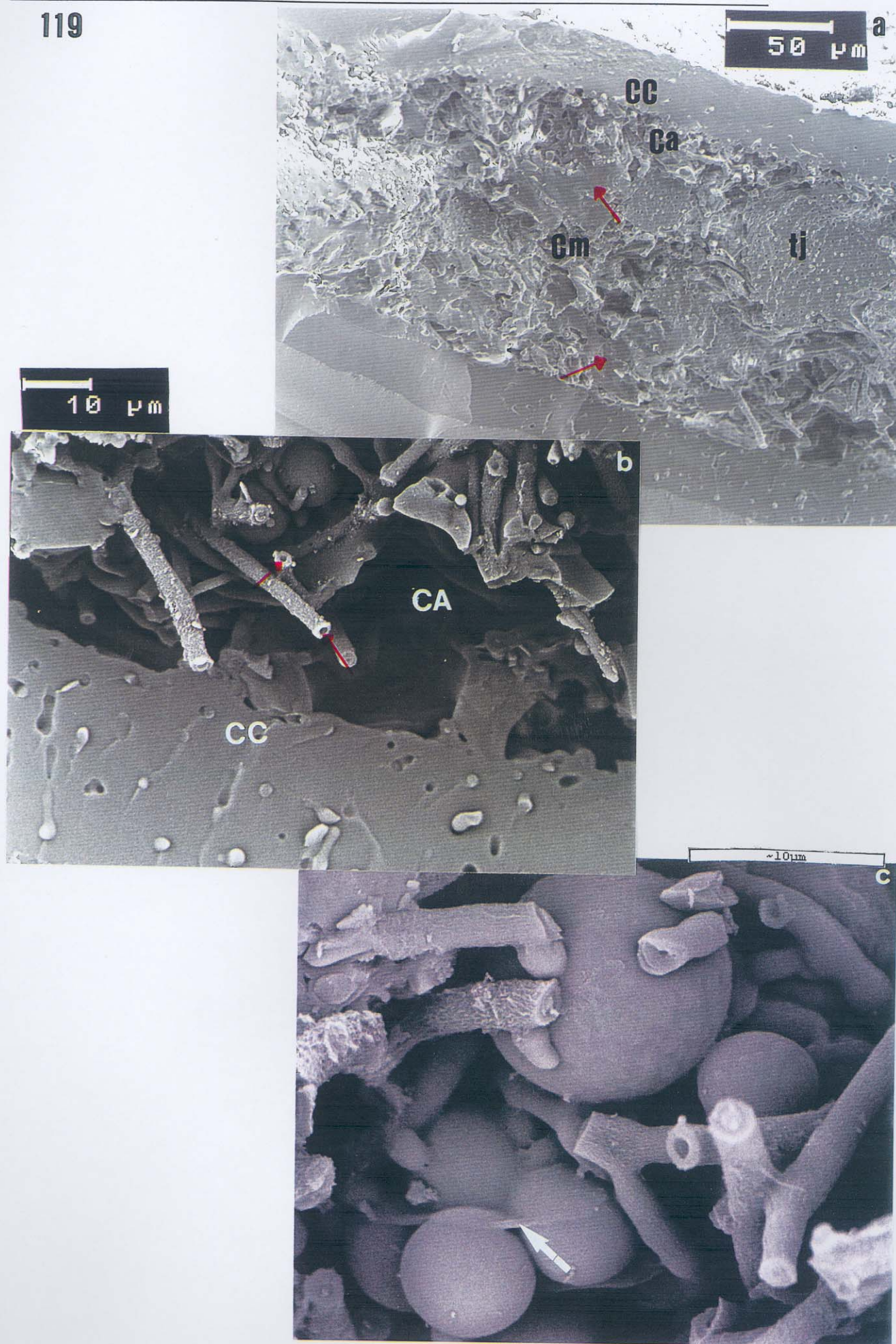
Figura 119. (Páginas 492 y 493).

- (a) Localización del agua en una fractura obtenida a partir de un talo de *R. bourgeana* con un contenido hídrico de un 185 % p.s. La fractura no fue sometida al proceso de sublimación antes de su observación. c.c.: capa cortical; c.a.: capa algal; c.m.: capa medular; t.j.: cordones de tejido condroide. Las flechas señalan bloques de hielo localizados en espacios intercelulares.
- (b) Detalle de la imagen (a) en la que se muestra la capa cortical (C.C.) y la capa algal (C.A.) con hifas fúngicas entremezcladas. Las flechas señalan citoplasmas de hifas fúngicas aparentemente huecos.
- (c) Células algales de la imagen (a). Las flechas señalan los polisacáridos extracelulares del hongo que se encuentran alrededor de la pared del alga.
- (d) Capa medular de la imagen (a), con un bloque de hielo intercelular (estrellas). Las flechas señalan algunas hifas cuyos citoplasmas aparecen aparentemente huecos. t.j.: cordón de tejido condroide.
- (e) Detalle de las hifas fúngicas medulares de la imagen (a).

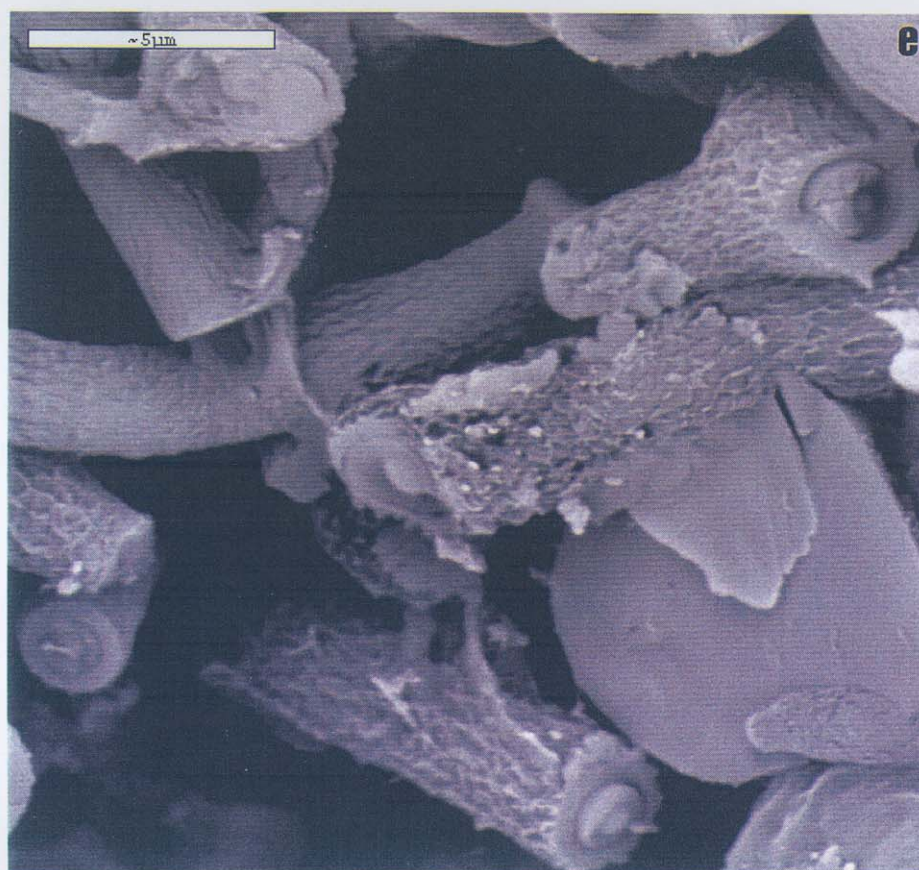
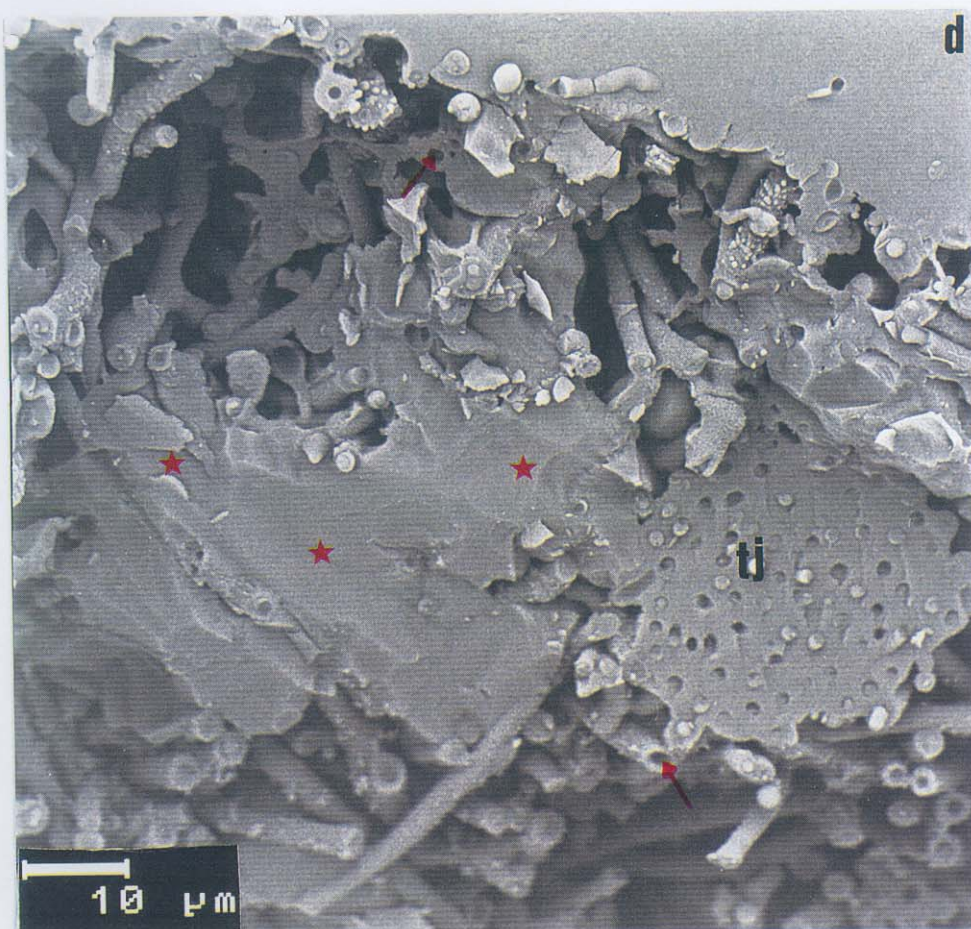
Figura 120. (Página 494). Imágenes de una fractura obtenida a partir de una muestra de *R. bourgeana* con un contenido hídrico de un 140 % p.s. La fractura fue sometida al proceso de sublimación antes de ser estudiada.

- (a) Capa cortical (C.C.), capa algal (C.A.), y capa medular (C.M.) en la que se observa un cordón de tejido condroide (t.j.). Las flechas señalan estructuras eutécticas.
 - (b) Detalle de la capa algal en la zona de contacto con la capa cortical. Las flechas muestran estructuras eutécticas.
-

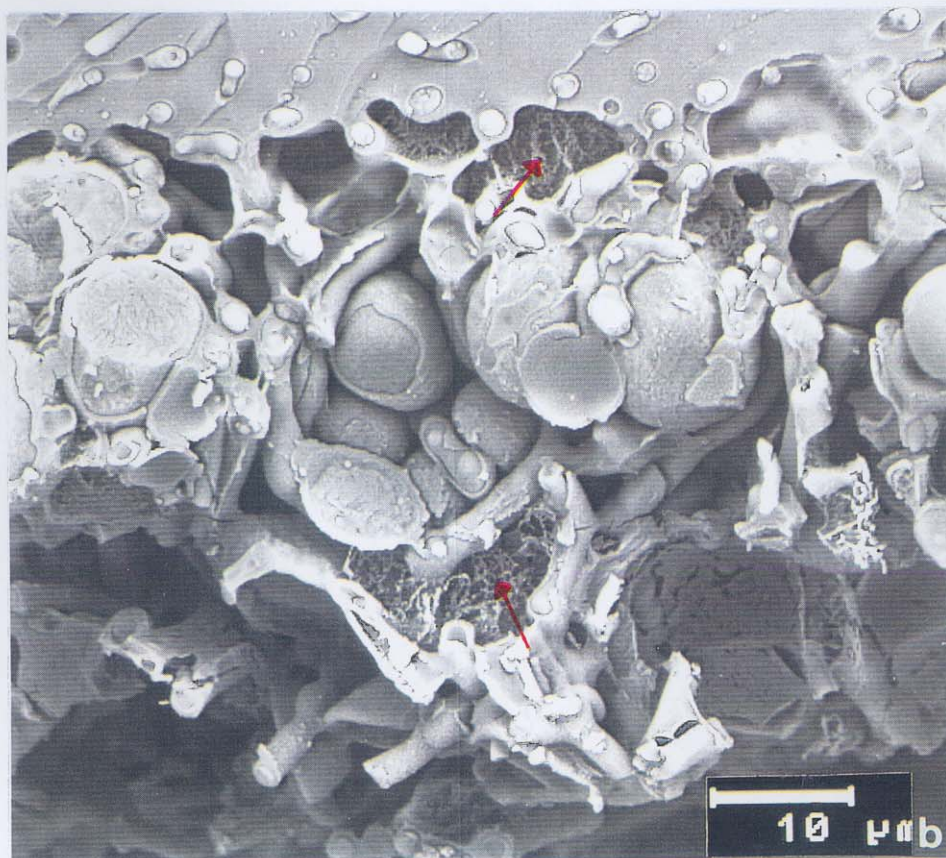
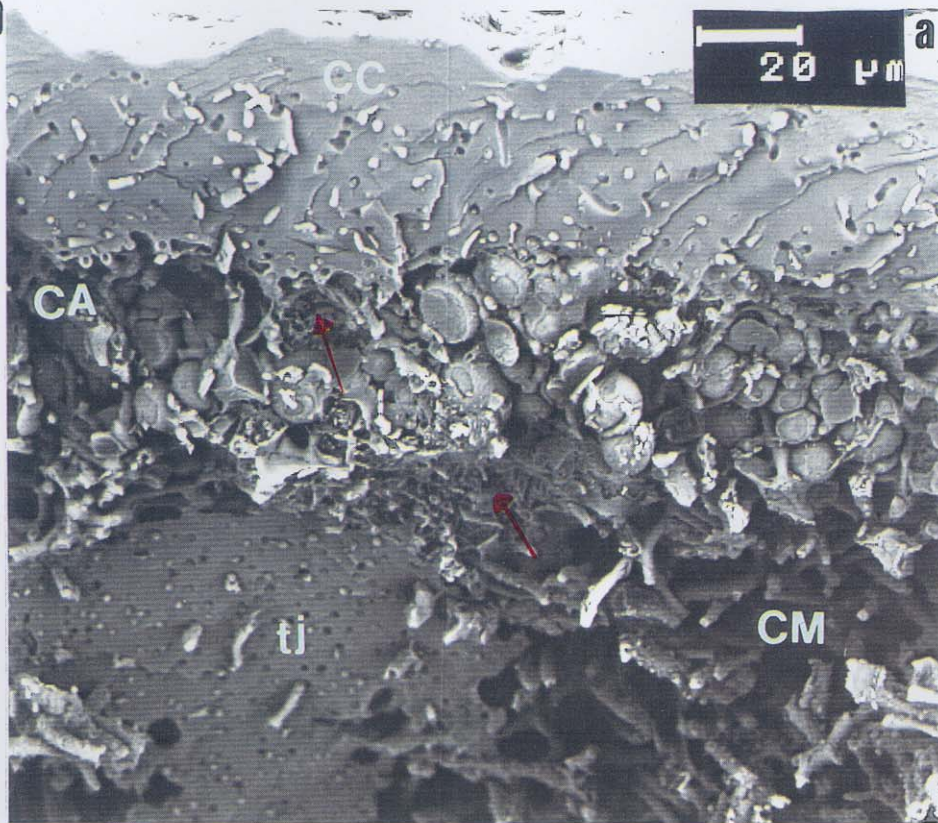
119



119



120



7.7.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA EL CONTENIDO HÍDRICO A PARTIR DEL CUAL LA FOTOSÍNTESIS NETA DEJA DE TENER SU VALOR MÁXIMO.

Para llevar a cabo este estudio se han observado cuatro fracturas procedentes de dos talos distintos cuyos contenidos hídricos oscilaron entre un 90 % y un 110 % p.s.

La capa de agua superficial que se encontraba rodeando al talo cuando éste se encontraba altamente hidratado no se encontró ya en el nivel de hidratación estudiado en el punto anterior, por lo que como era de esperar tampoco se ha encontrado para un contenido hídrico de un 90 % p.s.

No se ha encontrado nada de agua intercelular intratalina ni en fracturas que no han sido sometidas al proceso de sublimación, ni en fracturas que sí han sido sometidas a dicho proceso (figuras 121a, 123a y 123b).

En cuanto al grado de turgencia de las células algales se ha encontrado diferencia entre unas muestras y otras. Para un contenido hídrico del talo de un 110 % p.s., las algas todavía aparecen turgentes y redondeadas (123a y 123b). Para un contenido hídrico de un 90 % p.s. se observa que, aunque en algunas zonas las algas siguen estando turgentes y redondeadas (figura 121b), en otras comienzan ya a perder turgencia (figura 121a).

Por tanto, viendo el aspecto de las células algales para distintos contenidos hídricos comprendidos en el rango de hidratación durante el cual la FN mantiene su valor máximo se observa que, cuando la FN alcanza su valor máximo, las células algales están turgentes, y que para un contenido hídrico en el que la FN pierde su valor máximo y empieza a descender, las células algales ya han perdido bastante agua de la que tenían almacenada en su interior y empiezan a colapsarse.

Las hifas fúngicas han aparecido turgentes, algunas de ellas un poco huecas (figura 122a), y totalmente recubiertas de los cristales en forma de filamento que ya se observaron en las muestras totalmente hidratadas. Estos cristales se han encontrado en la misma muestra antes, (figuras 122b, 122c y 122d), y después de ser sometidos al proceso de sublimación (figuras 123a y 123b), lo cual indica que no son cristales de hielo sino cristales de sustancias liquénicas.

Sólo se ha encontrado de forma muy puntual hielo en forma de gotas unidas a la pared de hifas fúngicas (figuras 122a y 122b). Si bien estas gotas no han formado agregados, como ocurría en muestras muy hidratadas, sino que han aparecido de forma muy individualizada. Esto indica una pérdida de agua a nivel de la superficie de las hifas fúngicas.

En la capa cortical (figura 121a) parece que las hifas que quedan transversalmente seccionadas están comenzando a presentar cavidades, lo cual indica una importante pérdida de agua.

Figura 121. (Página 497). Imágenes de una fractura obtenida a partir de una muestra de *R. bourgeana* con un contenido hídrico de un 90 % p.s. La fractura fue sometida al proceso de sublimación antes de ser estudiada, y procede de la misma muestra que se utilizó para preparar la fractura que se muestra en la figura 120.

- (a) Aspecto general de la capa cortical (c.c.) y capa algal (c.a.). No se observan restos de hielo en los espacios intercelulares intratalinos. Las flechas señalan células algales que han comenzado a perder turgencia. Las estrellas muestran algunas hifas de capa cortical cuyos citoplasmas aparecen aparentemente huecos.
 - (b) Detalle de la capa algal. Es una zona con algas muy turgentes y redondeadas, cubiertas en algunas zonas por polisacáridos extracelulares del hongo (flechas).
-

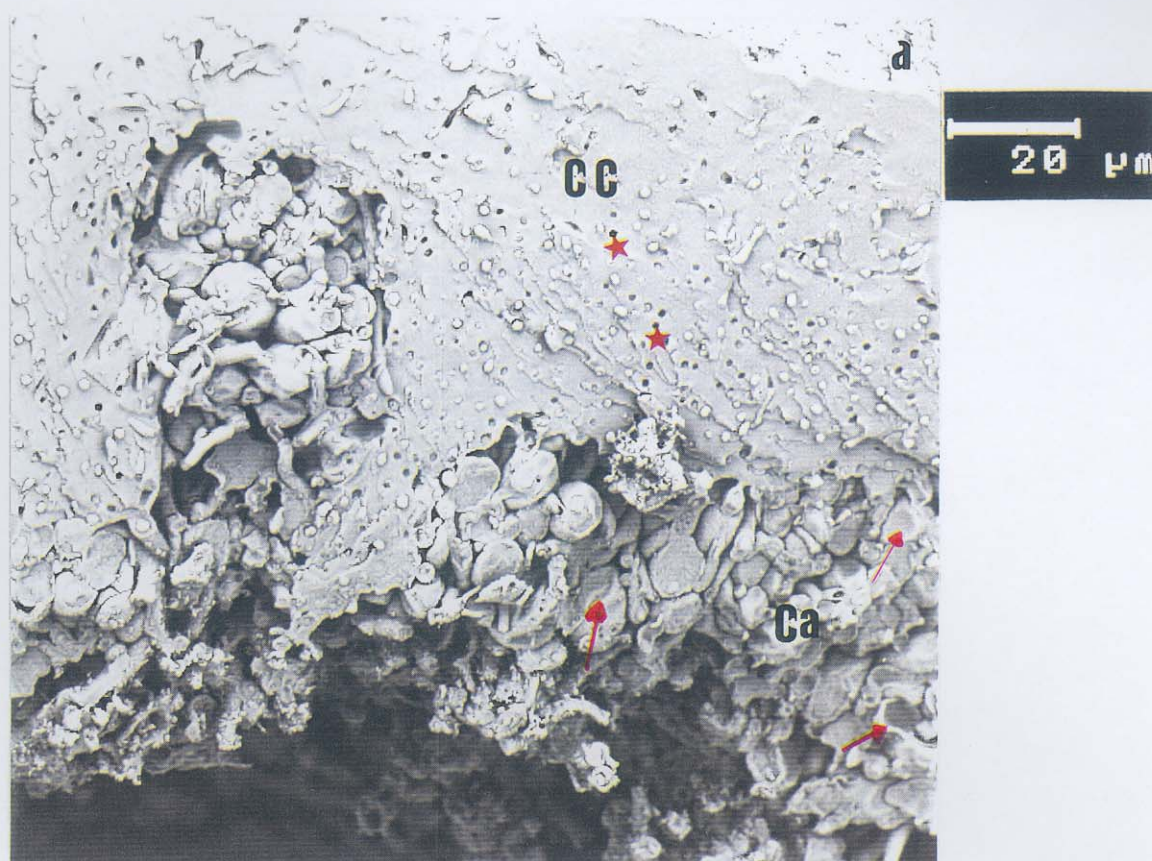


Figura 122. (Páginas 499, 500 y 501). Imágenes de hifas fúngicas de una fractura procedente de una muestra de un talo de *R. bourgeana* con un contenido hídrico de un 110 % p.s. La fractura no fue sometida al proceso de sublimación de forma previa a su estudio.

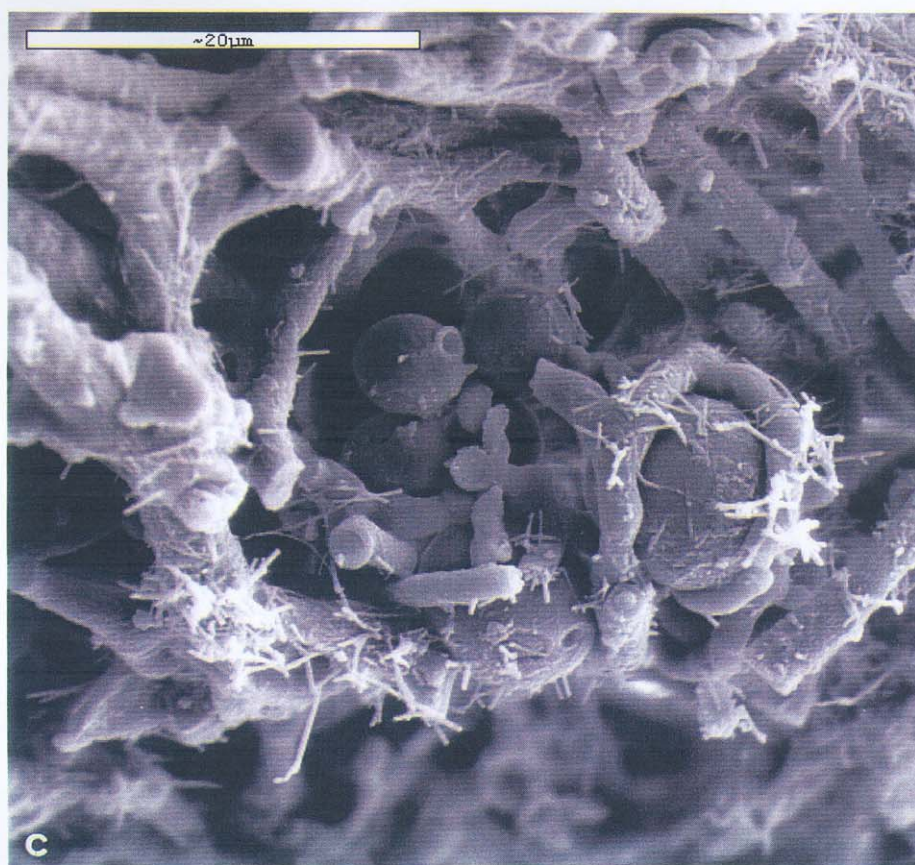
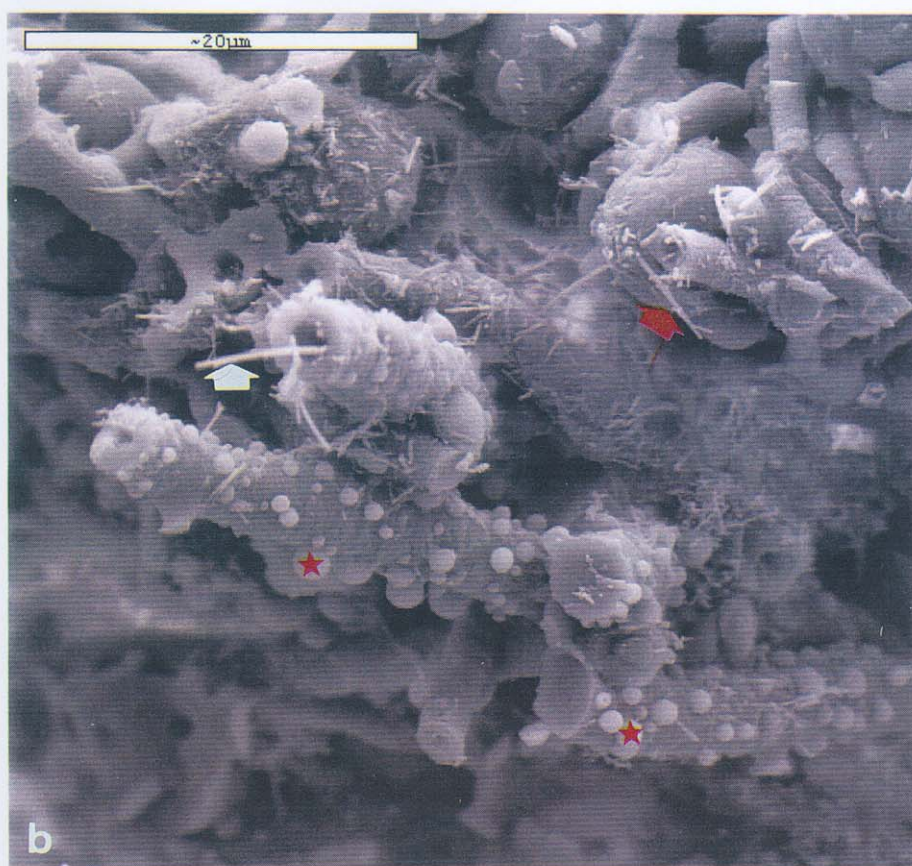
- (a) Células algales con polisacáridos extracelulares del hongo en su superficie (estrellas). También se observan algunas hifas medulares con gotas de hielo en su superficie (flechas rojas). Las flechas blancas señalan algunas hifas fúngicas cuyos citoplasmas se encuentran aparentemente huecos.
- (b) Hifas fúngicas con gotas de hielo (estrellas) y sustancias liquénicas de aspecto filamentosos (flechas) en su superficie.
- (c) Hifas fúngicas mezcladas con células algales. Las hifas presentan gran cantidad de cristales con forma de filamento en su superficie.
- (d) Detalle de la superficie externa reticulada de la pared de la hifa fúngica. También se observan los cristales de aspecto filamentosos.

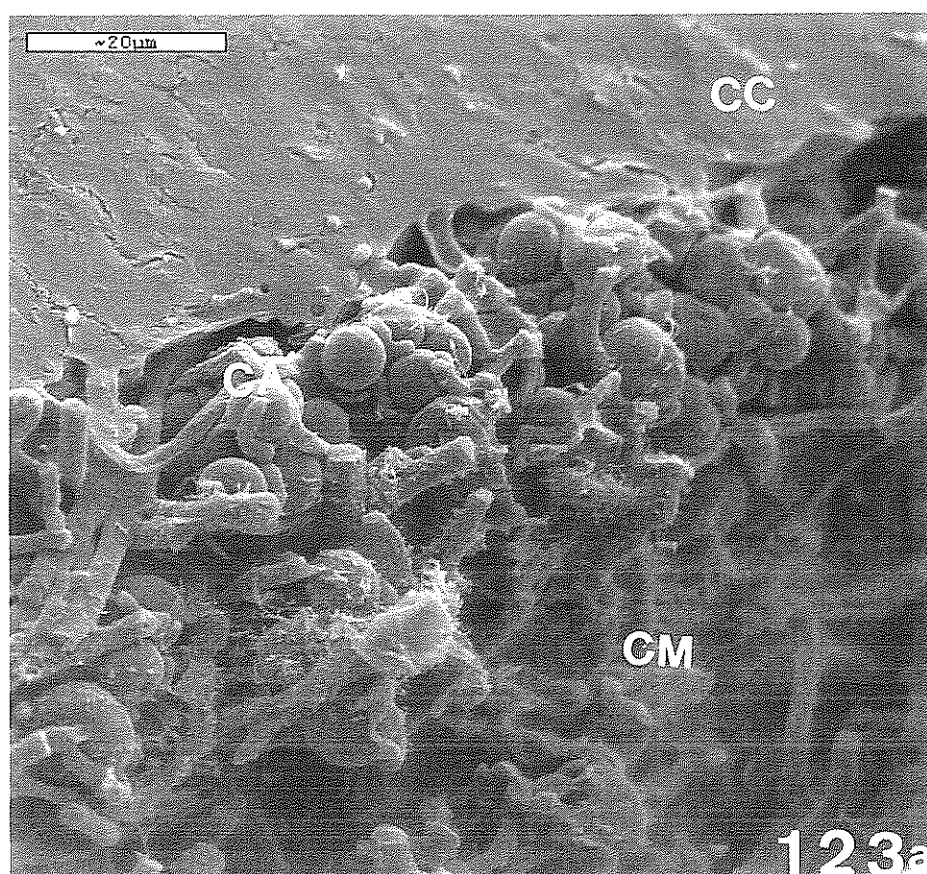
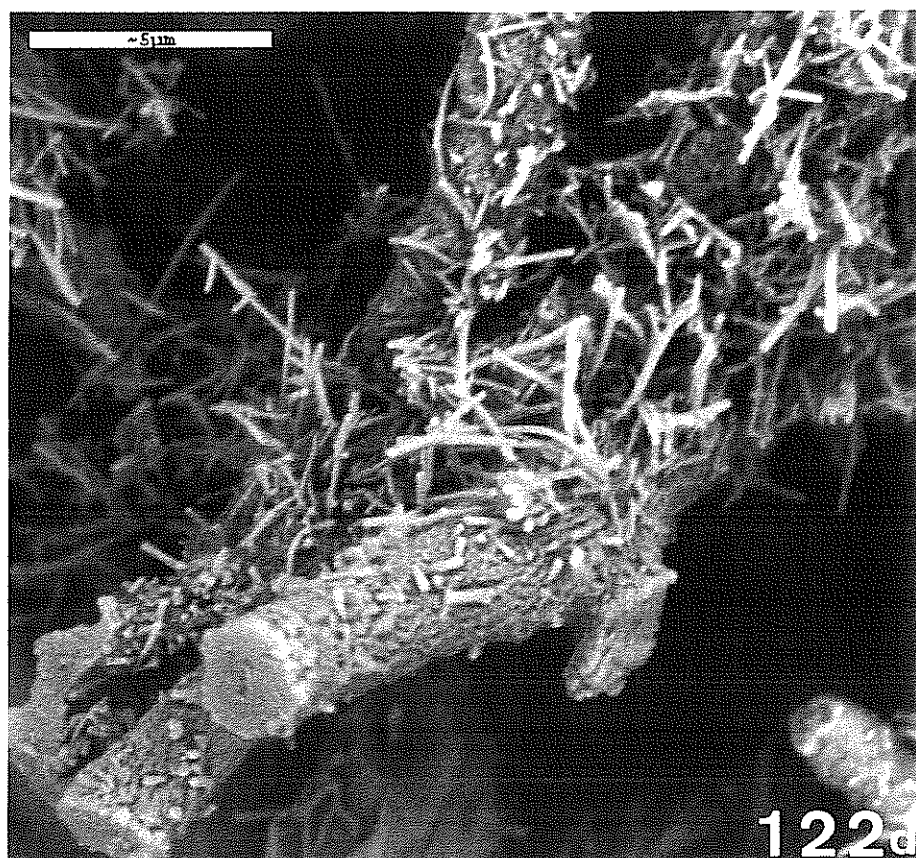
Figura 123. (Páginas 501 y 502). Imágenes de una fractura procedente de la misma muestra que la fractura de la figura 122, pero observada tras haber sido sometida al proceso de sublimación.

- (a) y (b) Capa cortical (C.C.), capa algal (C.A.), e hifas fúngicas medulares (C.M.) cubiertas por sustancias liquénicas con aspecto de filamento. No aparece agua intercelular intratalina. Algas muy turgentes y redondas.
 - (c) Detalle de las células algales con polisacáridos extracelulares del hongo en su superficie (flechas).
-

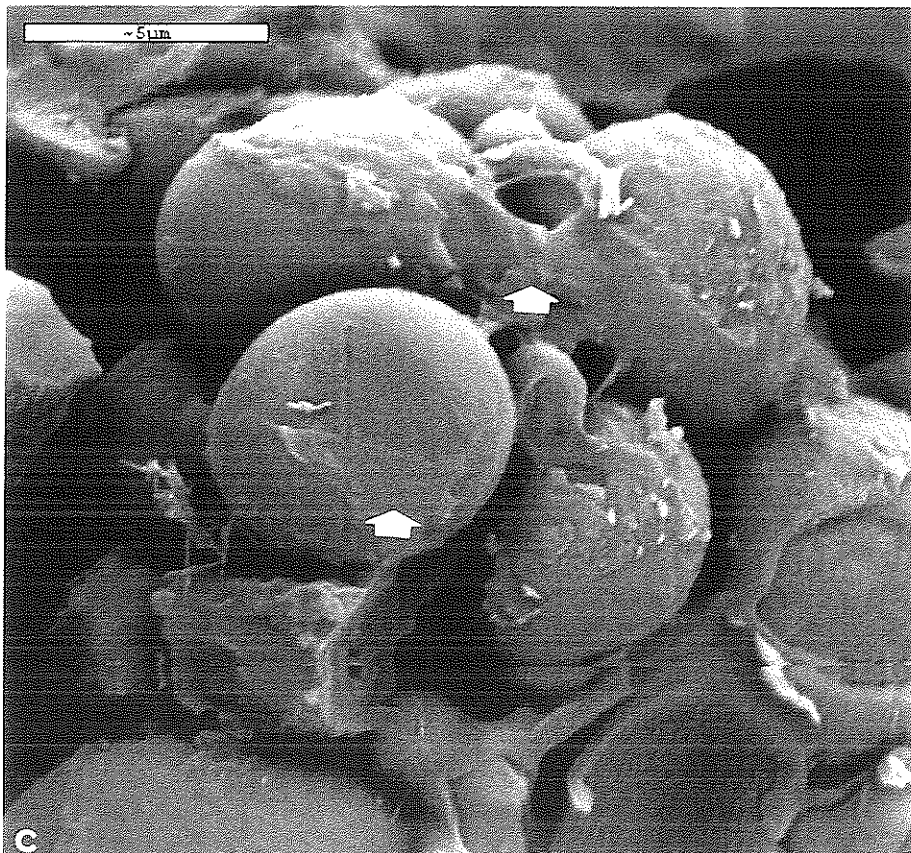
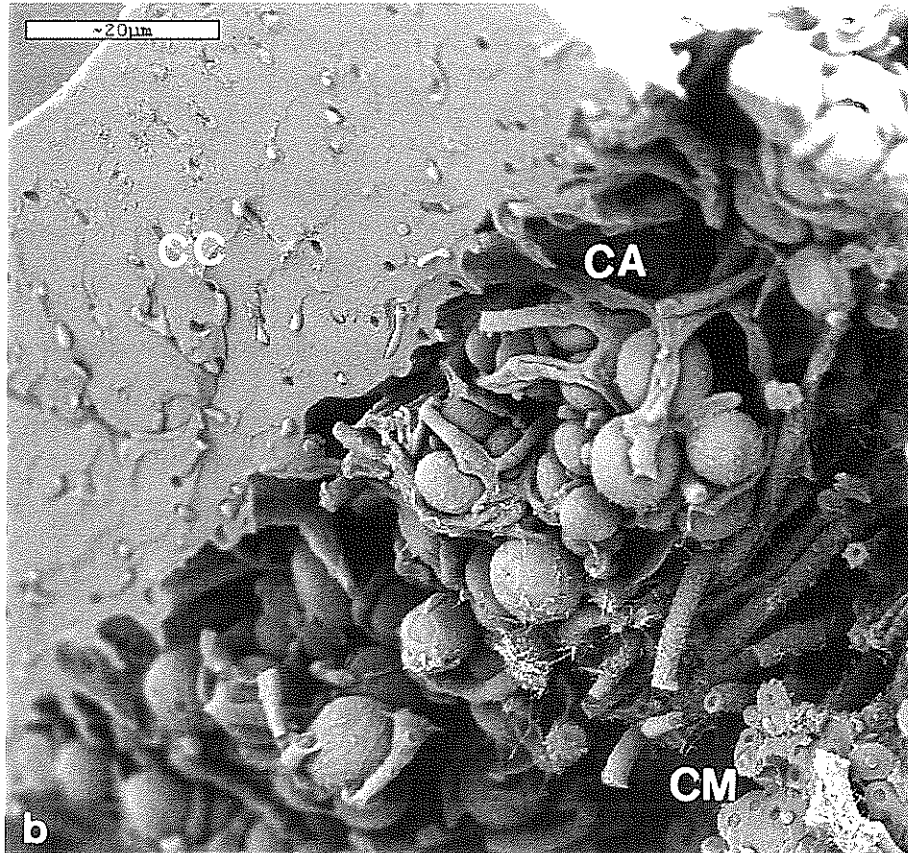


122





123



7.8.- LOCALIZACIÓN DEL AGUA EN EL INTERIOR DEL TALO LIQUÉNICO PARA UN BAJO CONTENIDO HÍDRICO.

Para realizar este estudio se han realizado observaciones sobre tres fracturas diferentes procedentes de :

- * Un talo con un contenido hídrico de un 20 % p.s. Esta fractura fue sometida al proceso de sublimación antes de su estudio (figura 124).
- * Un talo con un contenido hídrico de un 14 % p.s. Esta fractura no fue sometida al proceso de sublimación antes de ser estudiada (figura 125).
- * Un talo con un contenido hídrico inferior al 10 % p.s. Esta fractura también fue sometida al proceso de sublimación antes de su estudio.

Además, el tratamiento de los dos primeros talos fue distinto al del tercero. Los dos primeros talos fueron inicialmente hidratados hasta saturación, y después se dejó que se fueran deshidratando hasta alcanzar el contenido hídrico al que se ha señalado que se tomaron las muestras para estudiar la localización del agua en el interior del talo.

La tercera muestra se tomó directamente de un talo que estaba deshidratado y que no se hidrató de forma previa a la realización del experimento. Esto se hizo así con el fin de comprobar si para contenidos hídricos bajos existen diferencias entre talos que llevan un periodo de tiempo deshidratados y talos que estuvieron hidratados poco tiempo antes de alcanzar de nuevo el estado deshidratado.

Las tres muestras que han sido observadas se han caracterizado por haber perdido en su totalidad la capa de agua superficial, así como el agua intercelular intratalina (figuras 124, 125 y 126).

También en todas las muestras estudiadas se ha detectado la pérdida de agua que estaba almacenada a nivel de la capa cortical. Esta pérdida se ha reflejado en la

aparición de hifas con aspecto aparentemente hueco en los casos en que han quedado transversalmente seccionadas (figuras 125a y 126a).

Sin embargo en los talos de *R. bourgeana* no parece observarse, al menos de forma tan marcada como en los de *T. lacunosus*, la pérdida de agua a nivel de la matriz gelatinosa que une las paredes de las hifas fúngicas corticales. En las muestras estudiadas con un bajo contenido hídrico no se observa el aspecto rugoso que presentaba la superficie de esta capa en los talos de *T. lacunosus* y que contrastaba con el aspecto liso y suave que presentaba para contenidos hídricos más altos. En las muestras de *R. bourgeana*, las fracturas observadas a los distintos niveles de hidratación que se han estudiado no se han diferenciado en el aspecto más o menos liso y suave de las paredes gelatinosas que unen a las hifas de la capa cortical.

Algo parecido parece ocurrir a nivel de los cordones de tejido condroide que hay en la médula. En las figuras 124d, 125c y 126a se muestra el aspecto de estos cordones en las muestras con un bajo contenido hídrico. La principal diferencia entre estos cordones y los observados para mayores contenidos hídricos se encuentra a nivel del porcentaje de hifas que parecen estar huecas, siendo éste mayor en las muestras con un bajo contenido hídrico.

Como se puede observar en todas las imágenes de las figuras 124 y 126, así como en la figura 125b, las células algales han perdido también el agua que tenían almacenada en su interior. Por ello, en vez de aparecer turgentes y redondas (como ocurría para el resto de los contenidos hídricos estudiados), aparecen muy colapsadas

En cuanto a las hifas fúngicas que se encuentran localizadas a nivel de la capa algal y medular, se han observado diferencias entre la fractura procedente de la muestra con un 20 % de hidratación p.s. y las otras dos fracturas. Las hifas fúngicas de la figura 124 - 20 % de hidratación - que han quedado transversalmente seccionadas, no parecen estar huecas. Esto indica que no han perdido todavía el agua que tenían almacenada en

sus citoplasmas, o que al menos todavía les queda suficiente como para impedir la aparición de ese hueco que caracteriza a las hifas deshidratadas. Sin embargo, las hifas de las otras dos fracturas estudiadas aparecen ya huecas (figuras 125d y 126), lo cual indica la pérdida del agua almacenada en sus citoplasmas.

Como se muestra en la figura 125d, las paredes de las hifas fúngicas siguen presentando la superficie de aspecto reticulado al igual que se ha observado para niveles de hidratación superiores en el talo. El hecho de que siga apareciendo para un contenido hídrico tan bajo como el que tenía el talo del que se tomó la muestra para preparar la fractura de la figura 125, corrobora la idea ya indicada de que no es hielo adherido a la superficie de la hifa, sino que es la propia superficie externa de la pared del hongo.

Las hifas fúngicas, al igual que para el resto de los contenidos hídricos estudiados, han presentado en su superficie unas cristalizaciones de aspecto filamentosas (figuras 124, 126 y 125e). Pero además, en la fractura de la figura 125 se han encontrado también hifas con otras cristalizaciones de aspecto prismático en vez de filamentosas (figura 125d).

No se ha detectado la presencia de los agrupamientos de cristales de hielo que aparecieron en la superficie de capa cortical e hifas fúngicas de *T. lacunosus* en las muestras que alcanzaron un bajo contenido hídrico tras deshidratarse desde su máximo valor de hidratación, y que fueron observadas antes de realizar el proceso de sublimación.

Figura 124. (Páginas 507 y 508). Fractura procedente de una muestra de *R. bourgeana* con un contenido hídrico de un 20 % p.s. Esta fractura fue sometida al proceso de sublimación antes de ser estudiada.

- (a) Aspecto general de la fractura. C.C.: capa cortical; C.A.: capa algal; C.M.: capa medular; t.c.: cordón de tejido condroide.

- (b) Detalle de la capa cortical y de la capa algal.
- (c) Detalle de la capa algal. Las células algales están colapsadas.
- (d) Capa algal (C.A.) y capa medular (C.M.) con un cordón de tejido condroide (t.c.).

En las fotos (c) y (d) se observan los cristales de aspecto filamentosos que se encuentran en la superficie de las hifas de la capa algal y medular (flechas).

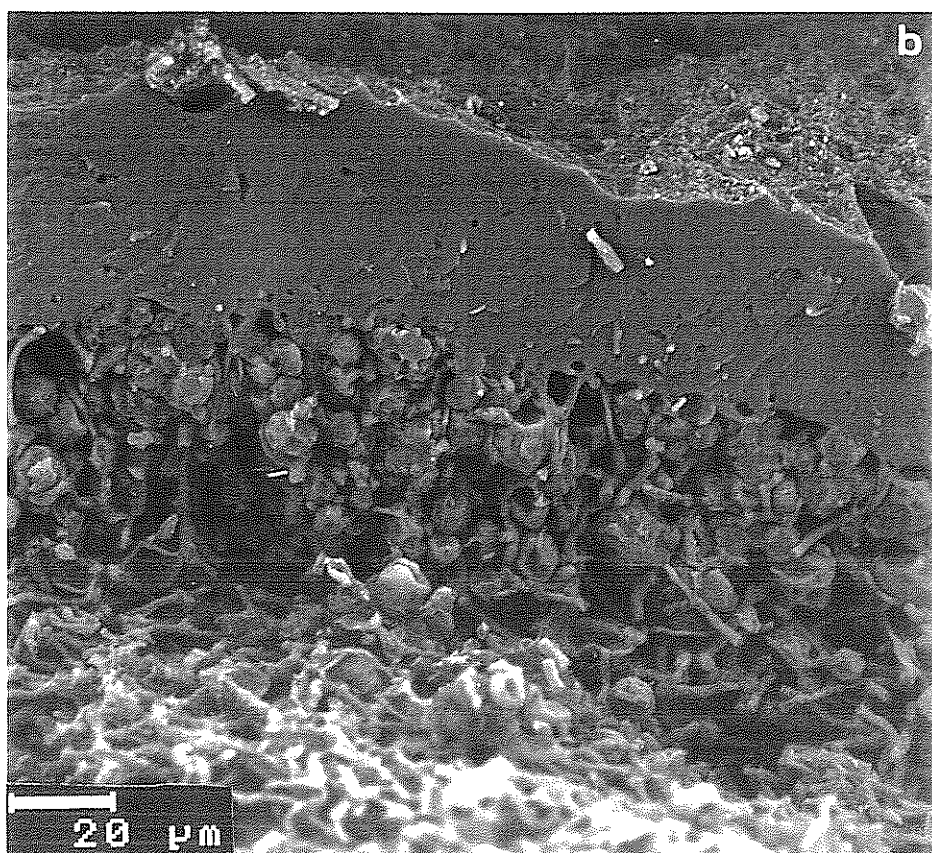
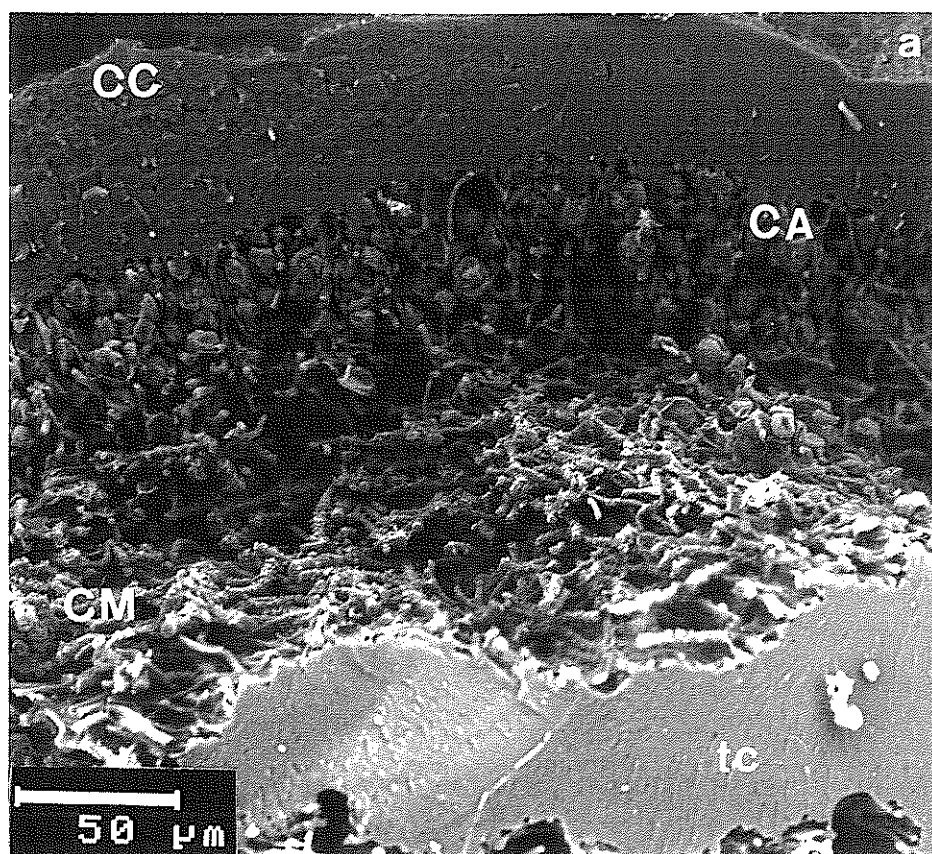
Figura 125. (Páginas 509, 510 y 511). Fractura procedente de una muestra de *R. bourgeana* con un contenido hídrico de un 14 % p.s. Esta fractura no fue sometida al proceso de sublimación antes de ser estudiada.

- (a) Detalle de la capa cortical. Se muestran hifas seccionadas transversalmente que han sufrido el proceso de cavitación (flechas).
- (b) Detalle de algas que aparecen muy colapsadas (flechas).
- (c) Aspecto del tejido condroide cuando el talo se encuentra prácticamente deshidratado.
- (d) Hifas fúngicas medulares cuyos citoplasmas se encuentran aparentemente huecos. La superficie externa de la pared del hongo presenta un aspecto reticulado. Las flechas señalan unas cristalizaciones de aspecto prismático que aparecen en la superficie de las hifas.
- (e) Hifas fúngicas medulares con cristales de aspecto filamentosos en su superficie.

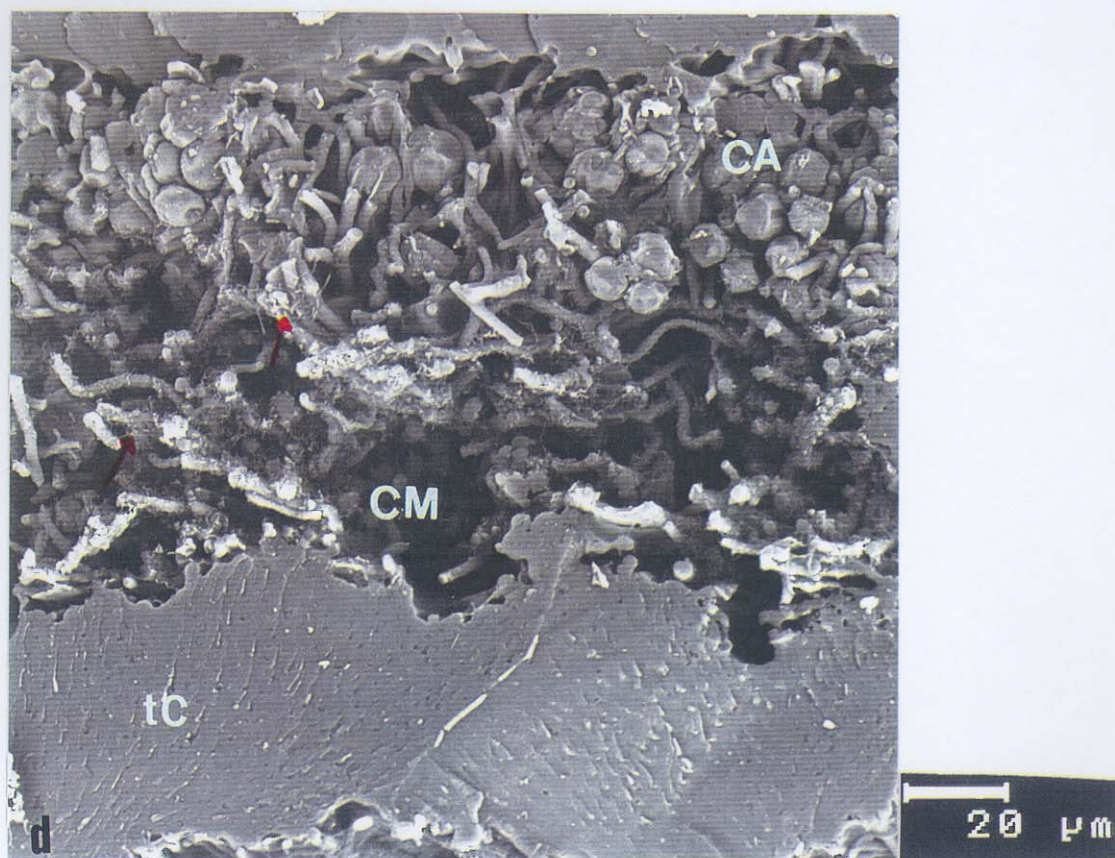
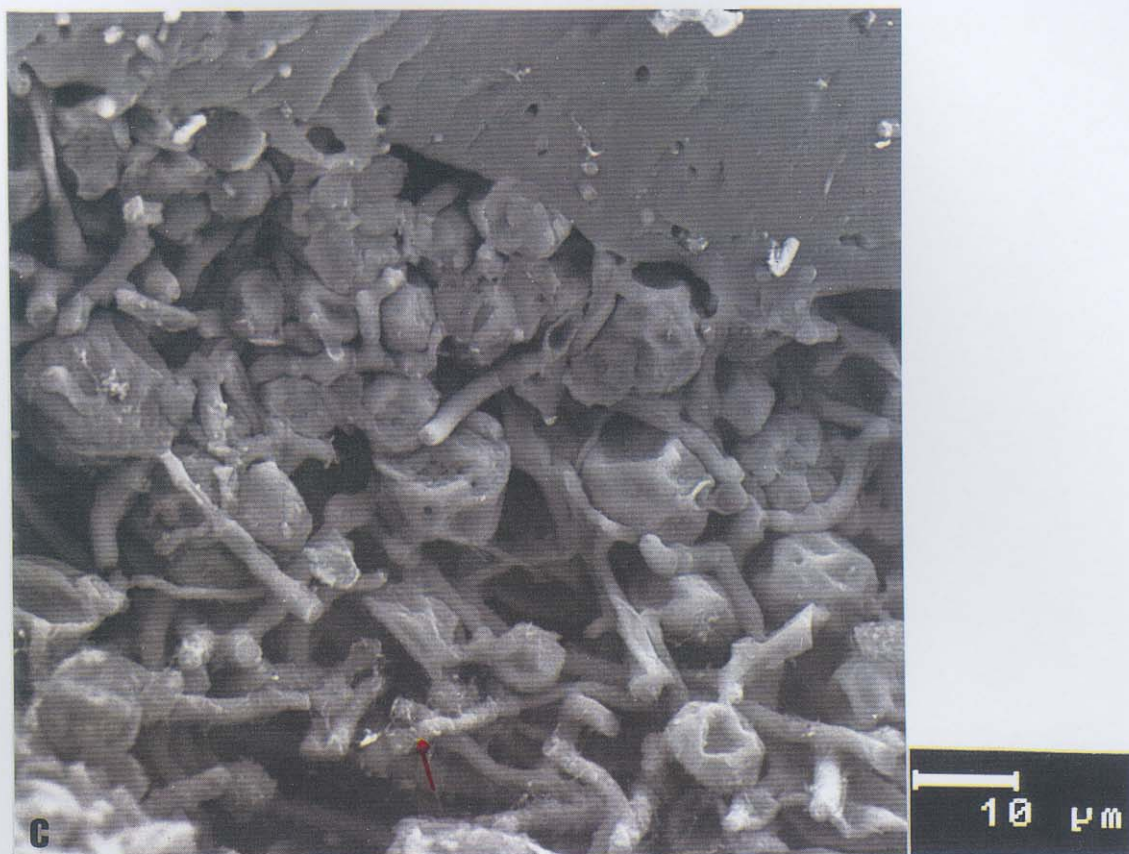
Figura 126. (Páginas 511 y 512). Fractura procedente de una muestra de *R. bourgeana* con un contenido hídrico inferior a un 10 % p.s. Esta fractura fue sometida al proceso de sublimación antes de ser estudiada.

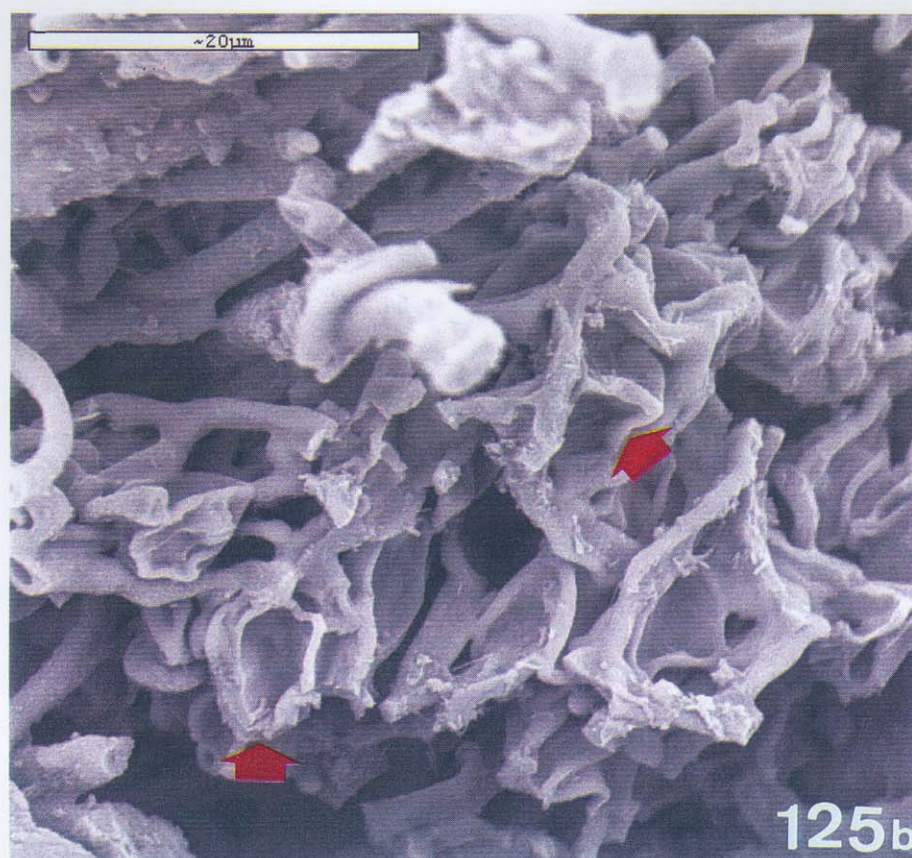
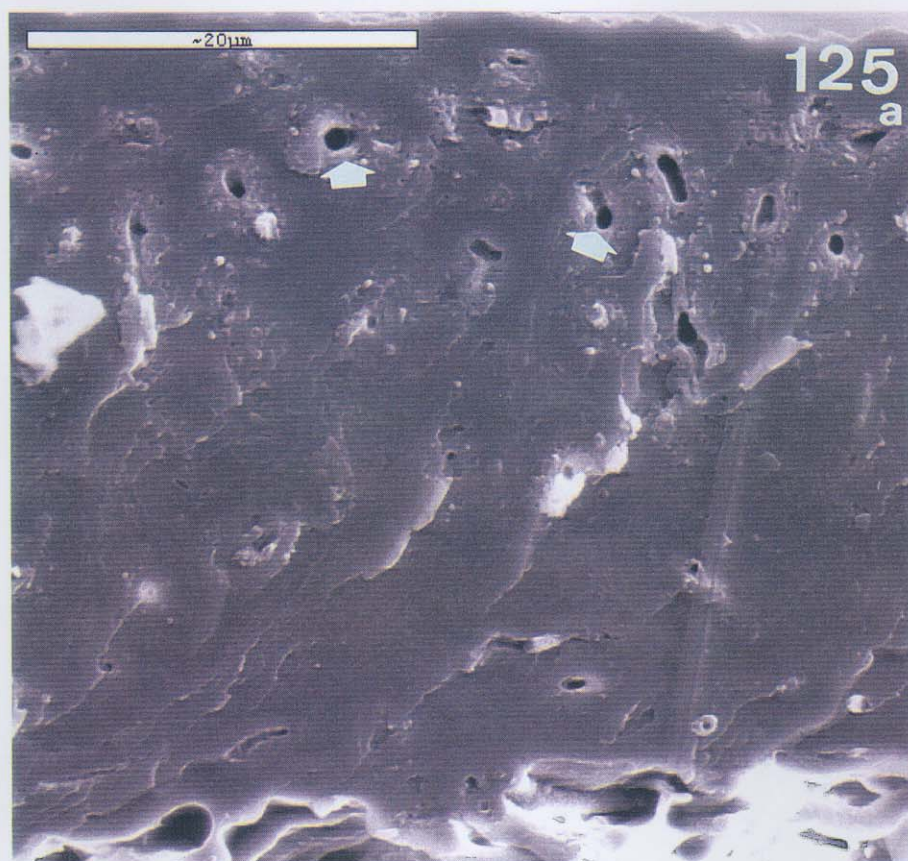
- (a) Capa cortical (C.C.) con hifas cavitadas (flechas), y capa algal (C.A.) con algas colapsadas (estrellas) e hifas cavitadas (flechas). t.c.: tejido condroide con hifas cavitadas.
 - (b) y (c) Capa algal e hifas fúngicas medulares. Las algas se encuentran muy colapsadas. Las hifas fúngicas tienen los citoplasmas aparentemente huecos y presentan cristales de aspecto filamentosos en su superficie.
-

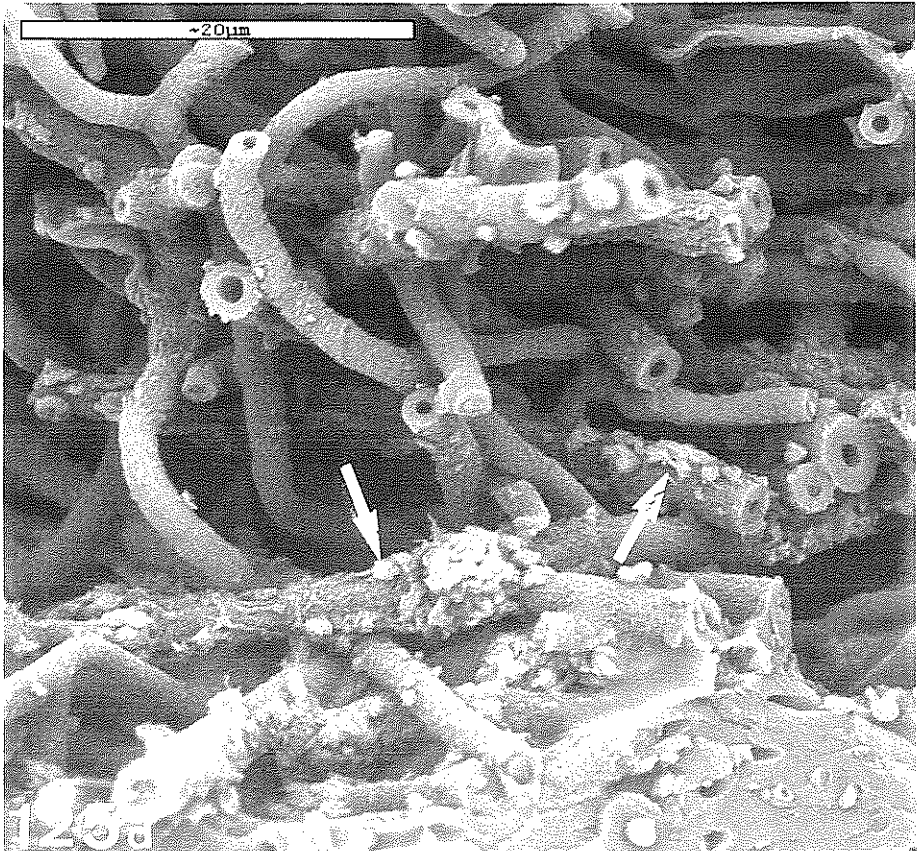
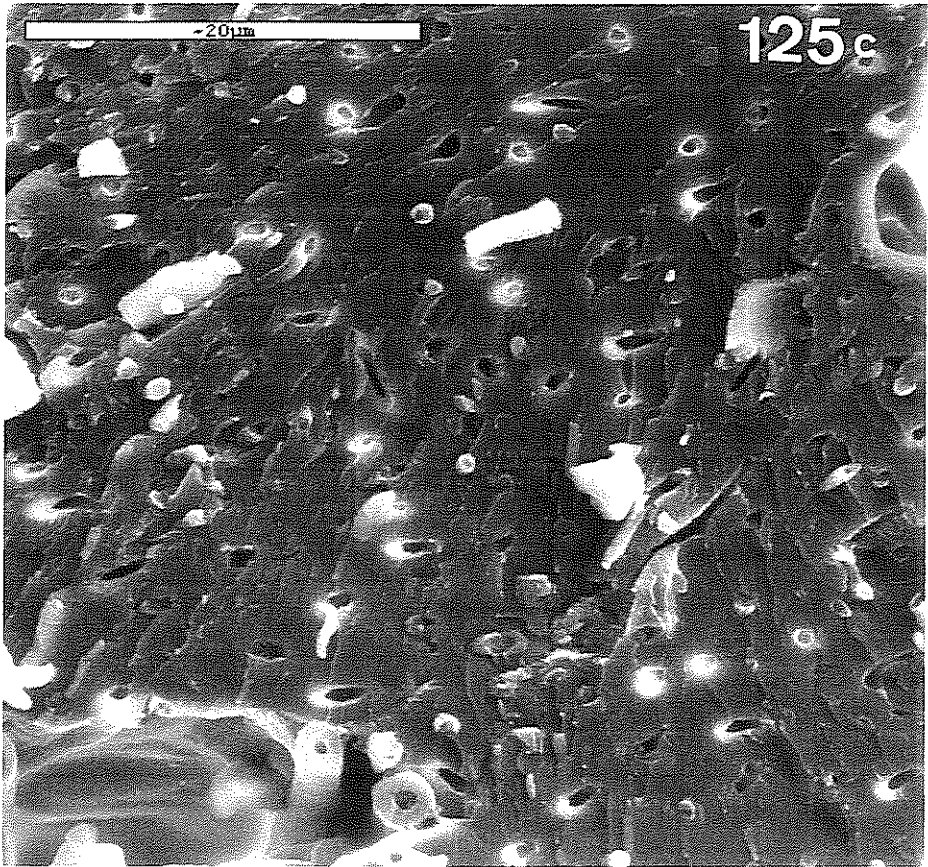
124

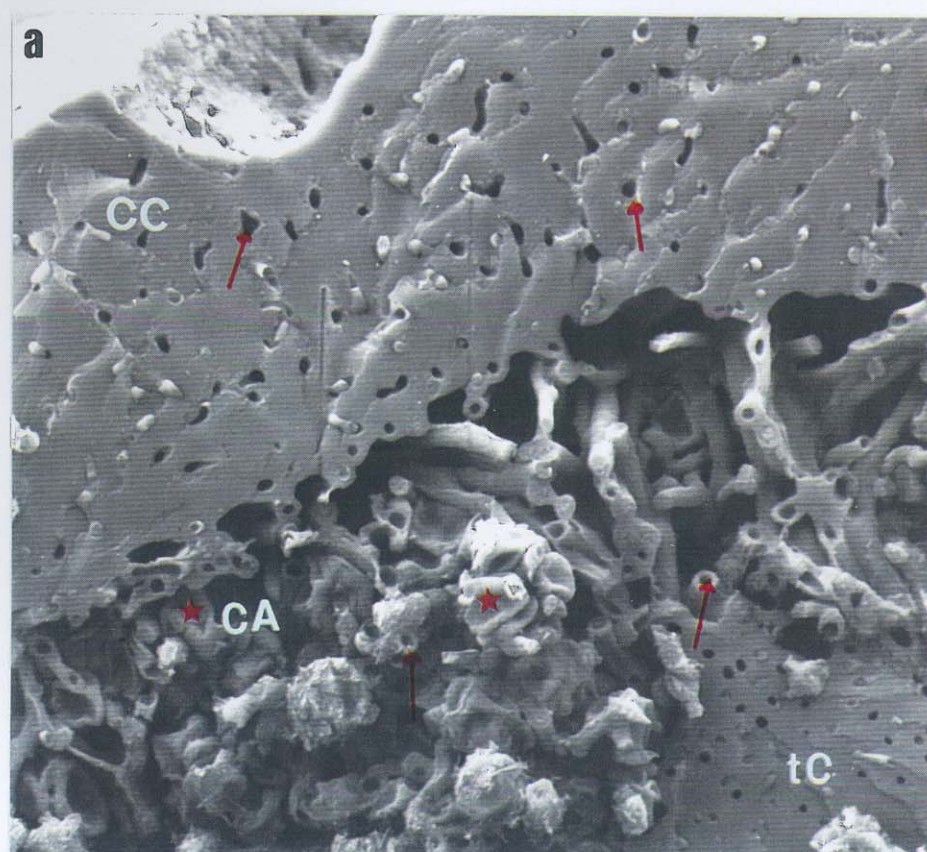
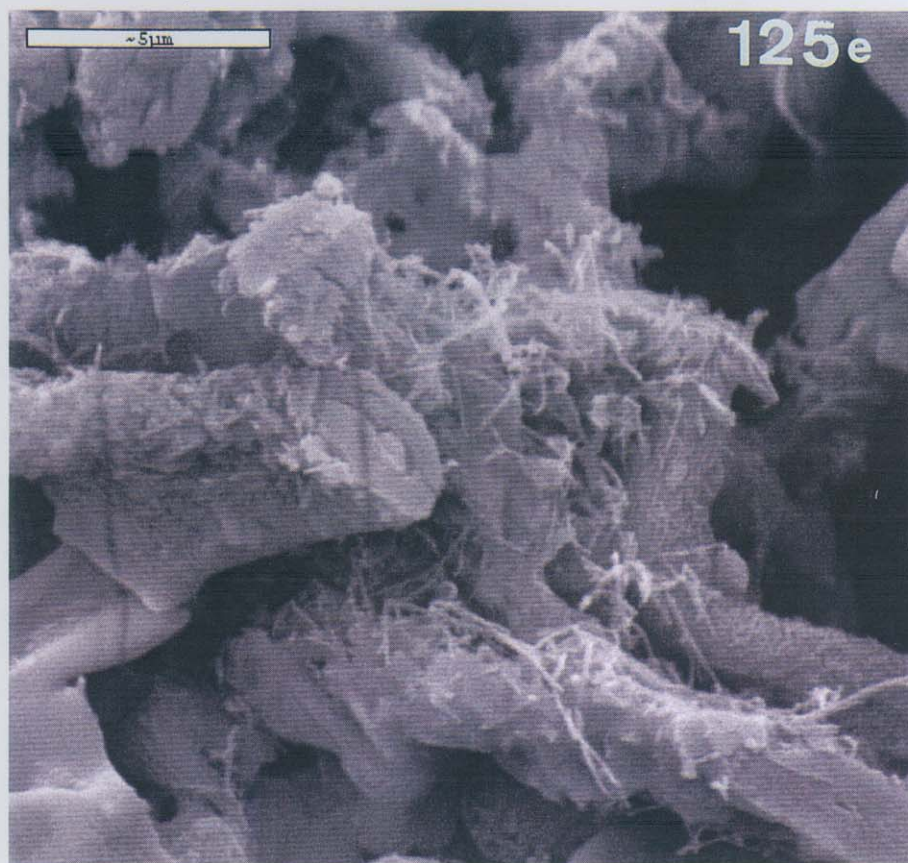


124

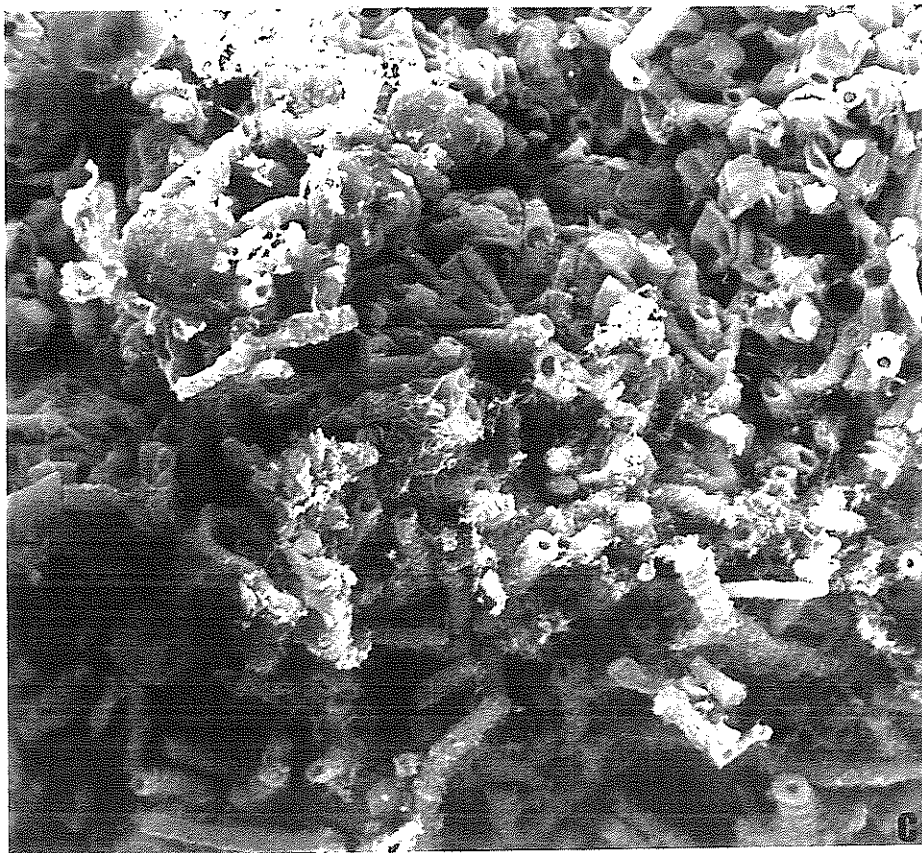
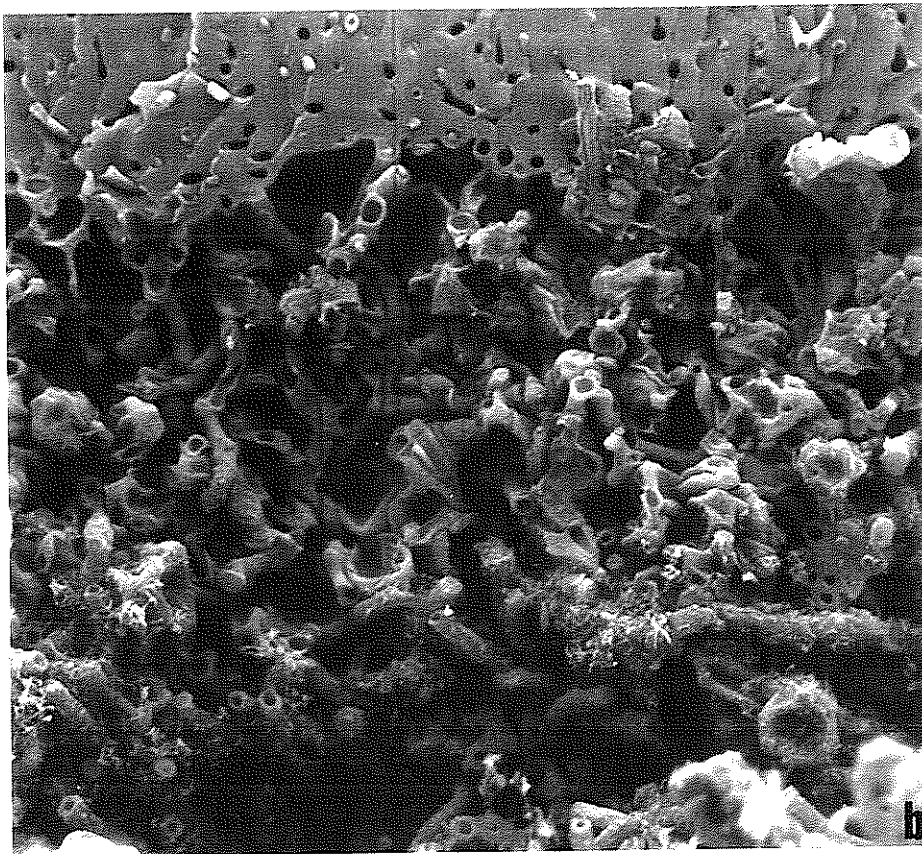








126



BIBLIOTECA

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados presentados y discutidos a lo largo de este trabajo de Tesis nos permiten indicar que se ha observado una importante relación entre las características anatómicas y morfológicas de las dos especies estudiadas, sus relaciones hídricas, y las características del medio en que se desarrollan.

R. bourgeana se localiza en la localidad costera del Cabo de Gata donde se han registrado un alto número de noches al año en que la HR atmosférica llega a alcanzar valores cercanos a saturación, pero sin formación de rocío, ya que en la costa no se ven favorecidos los descensos nocturnos de T^a . En cambio, *T. lacunosus* habita en la localidad continental del Desierto de Tabernas, donde su cercanía al mar - 20-30 km - favorece la llegada de vientos cargados de humedad que dan lugar a un ascenso de la HR del aire. Esto, junto con los importantes descensos de temperatura que tienen lugar durante la noche en el Desierto (10 ° C de media), determina un ambiente muy favorable para la formación de rocío sobre los talos.

Por tato, el vapor de agua atmosférico es la principal fuente de hidratación de la que dispone *R. bourgeana*, mientras que para *T. lacunosus* su principal fuente es el rocío.

Los resultados obtenidos a partir del estudio paralelo de la emisión de fluorescencia y de las condiciones microclimáticas a las que se han encontrado sometidos los talos de *T. lacunosus* en el Desierto de Tabernas, nos han permitido determinar que este liquen sólo es capaz de hidratarse, hasta niveles que le permiten reactivar su metabolismo, aquellas noches en que ha estado en contacto con agua líquida - lluvia o formación de rocío sobre la superficie de sus lacinias -. Sin embargo no fue capaz de presentar actividad metabólica tras estar toda la noche en una atmósfera con HR cercana a saturación, pero sin rocío.

En cambio, aunque en este trabajo no hemos llevado a cabo medidas de fluorescencia ni de intercambio gaseoso sobre talos de *R. bourgeana*, muchos trabajos

anteriores realizados sobre diversas especies del género *Ramalina* - y más concretamente sobre *R. maciformis* del Desierto del Negev que estructuralmente es muy cercana a *R. bourgeana* - han mostrado el buen aprovechamiento de estas especies para su hidratación y reactivación metabólica a partir del vapor atmosférico.

Además, se han encontrado una serie de adaptaciones morfológicas y estructurales que se han relacionado también con el mejor aprovechamiento de las principales fuentes de hidratación de las que disponen cada una de las especies estudiadas.

Así, *T. lacunosus* presenta una fuerte adaptación a la captación rápida de las gotas de rocío que se forman sobre la superficie de sus lacinias durante la noche. Para ello ha incrementado su relación superficie/volumen mediante la presencia de lacinias altamente ramificadas, muy finas, y de la presencia de una fina vellosidad cubriendo la superficie de las lacinias. Además, este liquen carece de capa cortical inferior, y apenas presenta capa medular, lo cual le permite absorber agua líquida fácil y rápidamente. Asimismo, la capa cortical y epicortical parecen tener una textura que también favorece la captación de agua líquida.

Esta maximización en las tasas de captación del agua líquida procedente de las gotas de rocío, a su vez origina una rápida tasa de deshidratación. *T. lacunosus*, en su hábitat natural ralentiza estas tasas mediante la selección de aquellas exposiciones que tras la salida del sol mantienen durante más tiempo una T^a y PPFD relativamente bajas y por tanto altos valores de HR. Así, en las exposiciones norte y en las vaguadas se desarrollan un gran número de talos que muchas veces se unen unos con otros de forma que pierden su individualidad y forman grandes masas. De hecho, este liquen es también capaz de disminuir la pérdida evaporativa tras el amanecer adoptando una forma de crecimiento tipo cojinetes agrupados formando esos céspedes de gran tamaño. En cambio en las laderas con exposición este se encuentran pocos talos, y generalmente

aparecen de forma individual, pero no unidos entre sí. En las laderas con exposición sur no hemos encontrado talos de esta especie.

De hecho, el seguimiento de los periodos de actividad metabólica que hemos realizado sobre *T. lacunosus* en el Desierto de Tabernas, nos ha permitido determinar que los periodos de actividad fotosintética de *T. lacunosus* se encuentran fuertemente influenciados por las diferencias microclimáticas existentes entre distintas exposiciones. Así, los talos que se desarrollan en la ladera este están sometidos a altas PPFD incidentes - y por tanto mayores temperaturas - desde más temprano que los de vaguada, provocando estas condiciones un temprano descenso de la HR en la ladera este. Como consecuencia los talos con exposición este se han deshidratado tras el amanecer, finalizando así su periodo de actividad matinal, entre 1h 30 minutos y 2h antes que los talos de vaguada.

Asimismo, estudios realizados bajo condiciones controladas de PPFD, T^a y contenido hídrico de los líquenes, nos han mostrado que los talos que se desarrollan en exposición este, no parecen presentar adaptaciones encaminadas a incrementar sus tasas de FN en relación a las registradas en los talos de vaguada con el fin de compensar los periodos más cortos de actividad. Incluso han presentado un menor contenido en clorofilas que ha determinado tasas más bajas de FN que las de los talos de vaguada. De esta forma las diferencias en los periodos de actividad de los talos de cada una de las exposiciones mencionadas se ha reflejado en la productividad total potencial estimada para el periodo comprendido entre Marzo de 1998 y Marzo de 1999. Ésta ha sido 5 veces más alta en los talos de vaguada que en los de exposición este.

También es muy probable que la extrema reducción de la capa medular que ha presentado esta especie sea una adaptación encaminada a disminuir las tasas respiratorias, incluso a altas temperaturas, en el liquen hidratado a partir de agua líquida. De esta forma la pérdida por respiración nocturna se hace más pequeña, y puede ser compensada al amanecer más fácilmente.

En cambio, las poblaciones de *R. bourgeana*, se desarrollan en paredes inclinadas con exposición norte, y frecuentemente también aparecen poblaciones muy desarrolladas en los espolones de las rocas costeras donde los líquenes se encuentran sometidos a elevadas T^a y PPFD. Por tanto el hábitat en el que habita esta especie no le permite ralentizar las tasas de pérdida de agua tras la salida del sol. Sin embargo esta especie presenta una serie de adaptaciones morfo-anatómicas que le permiten retener el agua durante más tiempo. Esta especie presenta una relación superficie/volumen más baja que la de *T. lacunosus*, gracias al desarrollo de lacinias cortas, gruesas y escasamente ramificadas. La gruesa y compacta capa cortical que rodea al talo junto con los cordones de tejido prosoplectenquimático existentes en la capa medular hacen más lentas las tasas de pérdida de agua, mientras que la médula aracnoidal y la presencia de pseudocifelas facilitan la captación de vapor de agua durante la noche.

Ambas especies han presentado gruesas capas corticales a las que se les atribuye un papel protector frente a la alta irradiación a la que se encuentran sometidos estos líquenes, incluso a veces cuando se encuentran en estado hidratado. Además, en el caso de *R. bourgeana*, la gruesa y compacta capa cortical, posiblemente protege al liquen de la pérdida evaporativa que puede tener lugar por la acción del viento, tan frecuente en las localidades en las que se desarrolla esta especie. Los cordones de tejido prosoplectenquimático existentes en la médula proporcionan rigidez a los talos y los protegen de la acción mecánica del viento.

Las diferencias existentes entre la estructura de los talos de *T. lacunosus* y *R. bourgeana*, y más concretamente la ausencia de córtex inferior junto con la escasez de hifas medulares en *T. lacunosus*, se ha relacionado con una distinta distribución del agua dentro de los talos, causando la distinta respuesta de la FN frente a un alto contenido hídrico encontrada en las dos especies estudiadas.

Aunque *R. bourgeana* y *T. lacunosus* han sido recolectados en la misma región semiárida, se han encontrado diferencias fisiológicas relacionadas con su distribución costera y continental respectivamente, así como con la colonización de localidades con diferencias microclimáticas y ecológicas:

T. lacunosus, como corresponde a su carácter continental, y a las condiciones de T^a y PPFD a las que están sometidos los talos durante sus periodos de actividad, ha mostrado una mejor adaptación a temperaturas más altas que *R. bourgeana* que habita en la costa y que se encuentra sometida a T^a más bajas durante sus periodos de actividad. Además, *R. bourgeana* ha mostrado una mejor adaptación a localidades menos expuestas a altas PPFD, lo cual se correlaciona con su distribución costera y preferentemente en paredes con exposición norte.

Las características morfológicas y anatómicas encontradas en *T. lacunosus* y *R. bourgeana* muestran la buena adaptación que tienen estos líquenes para aprovechar al máximo las fuentes de hidratación de que disponen, así como para obtener elevadas tasas de FN en los cortos periodos en que estos líquenes pueden estar activos en el medio semi-árido en el que se desarrollan. La HR y el rocío han mostrado ser dos factores determinantes en las estrategias adaptativas seguidas por cada una de las especies estudiadas.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, W.W. III, DEMMING-ADAMS, B., VERHOEVEN, A.S. & BARKER, D.H. 1995. "Photoinhibition" during winter stress: Involvement of sustained xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Aust. J. Plant Physiol.* **22**: 261-276.
- AHMADJIAN, V. 1967. The lichen symbiosis. Blaisdell Publishing Co.
- AHMADJIAN, V. 1993. The lichen symbiosis. J. Wiley & Sons, Inc. New York.
- AHMADJIAN, V. & JACOBS, J.B. 1981. Relationship between fungus and alga in the lichen *Cladonia cristatella* Tuck. *Nature* **289**: 169-172.
- ALCARAZ, F. & PEINADO, M. 1987. España semiárida: Murcia y Almería. En: Peinado, M. & Rivas-Martínez, S. (eds.). La Vegetación de España, capítulo VII, 257-280.
- ALCARAZ, F., DÍAZ, T.E., RIVAS-MARTÍNEZ, S. & SÁNCHEZ-GÓMEZ, P. 1989. Datos sobre la vegetación del sureste de España: provincia biogeográfica Murciano-Almeriense. *Itinera Geobotánica* **2**: 5-133. León.
- ALCARAZ, F., SÁNCHEZ-GÓMEZ, P. & DE LA TORRE, A. 1991. Biogeografía de la provincia Murciano-Almeriense hasta el nivel de subsector. *Rivasgodaya* **6**: 77-100.
- ARMALEO, D. 1993. Why do lichens make secondary products?. XV Bot. Congr. Tokyo-Yokohama. Abstr. 11.
- ARROYO, M.R. 1991. El género *Ramalina* ACH. en la Península Ibérica: Química, quimiotaxonomía, morfología, anatomía y distribución. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid.
- ASCASO, C. & GALVAN, J. 1975. Concentric bodies in three lichen species. *Archives of Microbiology* **105**: 129-130.
- ASCASO, C. & GALVAN, J. 1976. The ultrastructure of the symbionts of *Rhizocarpon geographicum*, *Parmelia conspersa* and *Umbilicaria pustulata* growing under dryness conditions. *Protoplasma* **87**: 409-418.
- ASCASO, C., BROWN, D.H. & RAPSCH, S. 1986. The ultrastructure of the phycobiont of desiccated and hydrated lichens. *Lichenologist* **18**: 37-46.
- BADGER, M.R., PFANZ, H., BÜDEL, B., HEBER, U. & LANGE, O.L. 1993. Evidence for the functioning of photosynthetic CO₂ concentrating mechanisms in lichens containing green algal and cyanobacterial photobionts. *Planta* **191**: 57-70.
- BAENA PÉREZ, J. & VOERMANS, S. 1977. Mapa Geológico de España 1:50.000: Almería (1.045). IGME. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía.
- BALAGUER, L. & MANRIQUE, E. 1991. Interaction between sulphur dioxide and nitrate in some lichens. *Environmental and Experimental Botany* **31**(2): 223-227.
- BARNES, J. D., BALAGUER, L., MANRIQUE, E., ELVIRA, S. & DAVISON, A.W. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophyll a and b in lichens and higher plants. *Envir. exp. Bot.* **32**: 85-100.
- BECKETT, A. & READ, N.D. 1986. Low temperature scanning electron microscopy. In: Aldrich, H.C. & Todd, W. J. (eds.). Ultrastructural techniques for micro-organisms, 45-86. Plenum Publ. Co., New York, London.
- BERTSCH, A. 1966. Über den CO₂-Gaswechsel einiger Flechten nach Wasserdampfaufnahme. *Planta* **68**: 157-166.
- BEWLEY, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **30**: 195-238.

- BEWLEY, J.D. & KROCHKO, J.E. 1982. Desiccation-tolerance. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (eds.). *Encyclopaedia of Plant Physiology, New Series*, Vol. 12B, 325-378. Springer, Heidelberg, Berlin, New York.
- BIEBL, R. 1962. Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen, Wasser und Temperatur. *Protoplasmatologia* XII, 1. Springer-Verlag, Wien.
- BILGER, W., SCHREIBER, U. & BOCK, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll a fluorescence in the field. *Oecologia* **102**: 425-432.
- BITTER, E. 1901. Über die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluß äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum. *Jahrb. Wiss. Bot.* **36**: 421-492.
- BJÖRKMAN, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (eds.). *Physiological Plant Ecology I. Encyclopaedia of Plant Physiology*, 57-107. Springer-Verlag, Berlin
- BJÖRKMAN, O. & DEMMIG, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* **170**: 489-504.
- BLISS, L.C. & HADLEY, E.B. 1964. Photosynthesis and respiration of alpine lichens. *Amer. Jour. Bot.* **51** (8): 870-874.
- BLUM, O.B. 1973. Water relations. In: Ahmadjian, V. & Hale, M.E. (eds.). *The Lichens*, capítulo XI. Academic Press, New York.
- BOWLER, P.A. 1981. Cortical diversity in the Ramalinaceae. *Canadian Journal of Botany* **59**: 437-452.
- BROWN, D.H. & HOOKER, T.N. 1977. The significance of acidic lichen substances in the estimation of chlorophyll and phaeophytin in lichens. *New Phytologist* **78**: 617-624.
- BROWN, D.H., RAPSCH, S., BECKETT, A. & ASCASO, C. 1987. The effect of desiccation on cell shape in the lichen *Parmelia sulcata* Taylor. *New Phytologist* **105**: 295-299.
- BRUNS-STRENGE, S. & LANGE, O.L. 1991. Photosynthetische Primärproduktion der Flechte *Cladonia portentosa* an einem Dünenstandort auf der Nordseeinsel Baltrum. I. Frei-landmessungen von Mikroklima, Wassergehalt und CO₂-Gaswechsel. *Flora* **185**: 73-97.
- BÜDEL, B. & LANGE, O.L. 1991. Water status of green and blue-green phycobionts in lichen thalli after hydration by water vapour uptake: Do they become turgid?. *Bot. Acta* **104**: 361-366.
- BÜDEL, B. & LANGE, O.L. 1994. The role of cortical and epinecral layers in the lichen genus *Peltula*. *Crypt. Bot.* **4**: 262-269.
- BÜDEL, B. & SCHEIDEGGER, C. 1996. Thallus morphology and anatomy. In: Nash III, T.H. (ed.). *Lichen Biology*, 37-64. Cambridge University Press.
- BUSCHMANN, C. 1995. Variation of the quenching of chlorophyll fluorescence under different intensities of the actinic light in wildtype plants of tobacco and in an *Aurea* mutant deficient of light-harvesting-complex. *Journal of Plant Physiology* **145**: 245-252.
- BUTIN, H. 1954. Physiologisch-Ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese bei Flechten. *Biologisches Zentralblatt* **73**: 459-502.
- BÜTTNER, R. 1971. Untersuchungen zur Ökologie und Physiologie des Gastoßwechsels bei einigen Strauchflechten. *Flora (Jena)* **160**: 72-99.

- CABELLO, J. 1997. Factores ambientales, estructura y diversidad en comunidades de matorral de ambiente mediterráneo semiárido (Tabernas- Sierra Alhamilla - Níjar, SE Ibérico). Tesis Doctoral inédita. Universidad de Almería.
- COXON, D.S., BROWN, D. & KERSHAW, K.A. 1983. The interaction between CO₂ diffusion and the degree of thallus hydration in lichens: Some further comments. *New Phytol.* **93**: 247-260.
- COWAN, I.R., LANGE, O.L. & GREEN, T.G.A. 1992. Carbon-dioxide exchange in lichens: Determinations of transport and carboxylation characteristics. *Planta* **187**: 282-294.
- CRESPO, A., BARRENO, E., RICO, V.J. & BUENO, A.G. 1980. Catálogo liquénico del desierto de Calanda (Teruel, España). I. *Anales Jard. Bot. Madrid* **36**: 43-55.
- CRUZ-ORIVE, L.M. 1990. Observation artefacts in Stereology. Proceedings of the 14th ISS Course on quantitative 3-D Microscopy and Stereology in Biology. Martin Mere, Liverpool, U.K., September 8-15, 1-3.
- DALE, M.P. & CAUSTON, D.R. 1992. Use of the chlorophyll a/b ratio as a bioassay for the light environment of a plant. *Functional Ecology* **6**: 190-196.
- DIETZ, S., BÜDEL, B., LANGE, O.L. & BILGER, W. 2000. Transmittance of light through the cortex of lichens from contrasting habitats. New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen. Schroeter, B., Schlenz, M. & Green, T.G.A. (eds.). *Bibliotheca Lichenologica* **75**: 171-182. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- EDWARDS, G.E. & BAKER, N.R. 1993. Can CO₂ assimilation in maize be predicted accurately from chlorophyll fluorescence analysis?. *Photosynthesis Research* **37**: 89-102.
- EGEA, J.M^a. 1980. Flora y vegetación de los líquenes de las rocas silíceas no volcánicas del SE de España. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, S. Biológicas-Dpto. Botánica. Universidad de Murcia.
- EGEA, J.M^a. & LLIMONA, X. 1981. Líquenes de rocas silíceas no volcánicas de localidades de escasa altitud del SE de España. *Anales Universidad Murcia, Ciencias* **37**: 153-182.
- EGEA, J.M^a. & LLIMONA, X. 1983. Las comunidades liquénicas de las rocas silíceas no volcánicas en el paisaje del SE de España. *Anales Universidad Murcia, Ciencias* **41**: 257-276.
- ELLÉE, O. 1938. Über die Kohlensäureassimilation der Flechten. *Beitr. Biol. Pflanz.* **26**, 250.
- ELLÉE, O. 1939. Kohlensäureassimilation von Flechten. Diss. Göttingen.
- ERTL, L. 1951. Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. *Planta* **39**: 245-270.
- EVANS, J.R., VON CAEMMERER, S. & ADAMS III, W.W. 1988. Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade. Melbourne: CSIRO.
- FALK, K. 1990. Photosyntheseleistung ausgewählter Flechten der Antarktis und spanischer Hochgebirgsstandorte - ein Vergleich. Diplomarbeit. Inst. für Polarökologie, Math.-Naturwiss. Fakultät, Christian-Albrechts-Univ. Kiel.
- FARRAR, J.F. 1973. Lichen Physiology. In: Ferry, B.W., Baddeley, M.S. & Hawkesworth, D.L. (eds.). Air Pollution and Lichens, 238-282. Athlone Press, London.
- FERNÁNDEZ SOLER, J.M. 1996. El volcanismo calco-alcalino en el Parque Natural del Cabo de Gata-Níjar (Almería). Estudio volcanológico y petrológico.

- Monografías Medio Natural nº2. Sociedad Almeriense de Historia Natural - Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.
- FONT TULLOT, I. 1983. Atlas climático de España. Instituto Nacional de Meteorología.
- GALUN, M. 1963. Autoecological and synecological observations on lichens of the Negev, Israel. *Isr. J. Bot.* **12**: 179-187.
- GALUN, M. 1970. The lichens of Israel. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.
- GARCÍA-MONZÓN, G., KAMPSCHURR, W., VISSERS, R., VERBURG, J. & WOLF, R. 1973. Mapa Geológico de España 1:50.000: Tabernas (1.030). IGME. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria.
- GARCÍA-MONZÓN, G., KAMPSCHURR, W. & VERBURG, J. 1974. Mapa Geológico de España 1:50.000: Sorbas (1031). IGME. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria.
- GARCÍA ROWE, J. 1985. Flora y vegetación de los líquenes silicícolas del SW de España. Facultad de Farmacia, Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Sevilla.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J.-M. & BAKER, N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* **990**: 87-92.
- GOEBEL, K. 1926. Anatomische und morphologische Studien. VII. Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* **35**: 1-83.
- GREEN, T.G.A. & SNELGAR, W.P. 1981. Carbon dioxide exchange in lichens. Partition of total CO₂ resistance at different thallus water contents into transport and carboxylation components. *Physiol. Plant.* **52**: 411-416.
- GREEN, T.G.A., SNELGAR, W.P. & BROWN, D.H. 1982. Carbon dioxide exchange through the cyphellate lower cortex of *Sticta latifrons* Rich. *New Phytologist* **88**: 421-426.
- GREEN, T.G.A., SNELGAR, W.P. & WILKINS, A.L. 1985. Photosynthesis, water relations and thallus structure of Stictaceae lichens. In: Brown, D.H. (ed.). Lichen Physiology and Cell Biology. Plenum Press, New York and London.
- GREEN, T.G.A., LANGE, O.L. & COWAN, I.R. 1994. Ecophysiology of lichen photosynthesis: The role of water status and thallus diffusion resistance. *Crypt. Bot.* **4**: 166-178.
- GREEN, T.G.A., SCHROETER, B., KAPPEN, L., SEPPELT, R.D. & MASEYK, K. 1998. An assessment of the relationship between chlorophyll a fluorescence and CO₂ gas exchange from field measurements on a moss and lichen. *Planta* **206**: 611-618.
- GROULX, M. & LECHOWICZ, M.J. 1987. Net photosynthesis recovery in subarctic lichens with contrasting water relations. *Oecologia (Berlin)* **71**: 360-368.
- GUTIÉRREZ, L. & CASARES, M. 1994. Flora líquénica de los yesos miocénicos de la provincia de Almería (España). *Candollea* **49**: 343-358.
- HAHN, S., TENHUNEN, J.D., POPP, P.W., MEYER, A. & LANGE, O.L. 1993. Upland tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska: Diurnal CO₂ exchange patterns of characteristic lichen species. *Flora* **188**: 125-143.
- HALE, M.E. Jr. 1983. The biology of lichens. Edward Arnold (Publishers) Ltd.

- HANNEMANN, B. 1973. Anhang Sorgane der Flechten ihre Strukturen und ihre Systematische Verteilung. *Bibliotheca Lichenologica*, 3301. Lehre Verlag von J. Cramer.
- HARBINSON, J., GENTY, B. & BAKER, N.R. 1990. The relationship between CO₂ assimilation and electron transport in leaves. *Photosynthesis Research* **25**: 213-224.
- HARRIS, G.P. 1971. The ecology of corticolous lichens. II The relationship between physiology and the environment. *Journal of Ecology* **59**: 441-452.
- HARRIS, G.P. 1976. Water content and productivity of lichens. In: Lange, O.L., Kappen, L. & Schulze, E.D. (eds.). *Water and Plant Life - Problems and Modern Approaches*, Ecological Studies, 19. 452-468. Springer Verlag, Berlin.
- HAWKSWORTH, D.L. 1988. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* **96**: 3-20.
- HESTMARK, G., SCHROETER, B. & KAPPEN, L. 1997. Intrathalline and size-dependent patterns of activity in *Lasallia pustulata* and their possible consequence for competitive interactions. *Functional Ecology* **11**: 318-322.
- HILL, D.H. & WOOLHOUSE, H.W. 1966. Aspects of the autoecology of *Xanthoria parietina* agg. *Lichenologist* **3**: 207-214.
- HILL, D.J. 1976. The physiology of lichen symbioses. In: Brown, D.H., Hawksworth, D.L. & Bailey, R.H. (eds.). *Lichenology: Progress and Problems*, 457-496. Academic Press, London.
- HONEGGER, R. 1984. Cytological aspects of the mycobiont-photobiont relationship in lichens. Haustorial types, photobiont cell wall types, and the ultrastructure of the cell wall surface layers in some cultured and symbiotic myco - and photobionts. *Lichenologist* **16**: 111-127.
- HONEGGER, R. 1991. Functional aspects of the lichen symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **42**: 553-578.
- HONEGGER, R. 1992. Lichens: Mycobiont-photobiont relationships. In: Reisser, W. (ed.). *Algae and Symbioses. Plants, Animals, Fungi, Viruses, Interactions Explored*. 255-275. Biopress, Bristol.
- HONEGGER, R. 1993. Developmental biology of lichens. *New Phytol.* **125**: 659-677.
- HONEGGER, R. 1997. Metabolic interactions at the mycobiont-photobiont interface in lichens. In: Carroll, G.C. & Tudzynski, P. (eds.). *Plant Relationships. The Mycota* (series edited by Esser, K. & Lemke, P.A.), Vol. V, part A., 209-221. Springer, Berlin.
- HONEGGER, R. 1998. The lichen symbiosis - what is so spectacular about it?. *Lichenologist* **30**: 193-212.
- HONEGGER, R. & PETER, M. 1994. Routes of solute translocation and the location of water in heteromorous lichens visualized with cryotechniques in light and electron microscopy. *Symbiosis* **16**: 167-186.
- HONEGGER, R., PETER, M. & SCHERRER, S. 1996. Drought-induced structural alterations at the mycobiont-photobiont interface in a range of foliose macrolichens. *Protoplasma* **190**: 221-232.
- HONEGGER, R. & HUGELSHOFER, G. 2000. Water relations in the *Peltigera aphthosa* group visualized with LTSEM techniques. *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen*. Schroeter, B., Schlenz, M. & Green, T.G.A. (eds.). *Bibliotheca Lichenologica* **75**: 113-

126. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- HYVÄRINEN, M. 1992. Adaptativity of the thallus structure of *Hypogymnia physodes* to microclimatic conditions. *Lichenologist* **24** (3): 267-279.
- IGME. 1980. Mapa Geológico de España 1:200:000. Síntesis de la cartografía existente. Almería-Garrucha (84-85). Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía.
- JAHNS, H.M. 1984. Morphology, reproduction and water relations - a system of morphogenetic interactions in *Parmelia saxatilis*. *Nova Hedwigia* **79**: 715-737.
- JAHNS, H.M. 1987. New trends in developmental morphology of the thallus. *Bibl. Lichenol.* **25**: 17-33.
- JAHNS, H.M. 1988. The lichen thallus. In: Galun, M. (ed.). CRC Handbook of Lichenology, Vol 1, 95-143. Boca Raton, Florida, CRC Press.
- JAHNS, H.M. & FRITZLER, E. 1982. Flechtenstandorte auf einer Blockhalde. *Herzogia* **6**: 243-270.
- JUMELLE, M.H. 1892. Recherches physiologiques sur les lichens. II/2. Influence de la proportion d'eau du lichen sur l'intensité des échanges gazeux. *Revue Gen. de Bot.* **4**: 159-169.
- KAPPEN, L. 1973. Response to extreme environments. In: Ahmadjian, V. & Hale, M.E. (eds.). The Lichens, capítulo X. Academic Press, New York.
- KAPPEN, L. 1983. Ecology and physiology of the Antarctic fruticose lichen *Usnea sulphurea* (Koenig) Th. Fries. *Polar Biology* **1**: 249-255.
- KAPPEN, L. 1988. Ecophysiological relationships in different climatic regions. In: Galun, M. (ed.). CRC-Handbook of Lichenology, Vol II, 37-100. Boca Raton, Florida CRC Press.
- KAPPEN, L. 1994. The lichen, a mutualistic system - some mainly ecophysiological aspects -. *Crypt. Bot.* **4**: 193-202.
- KAPPEN, L. & LANGE, O.L. 1972. Die Kälteresistenz einiger Makrolichenen. *Flora* **161**: 1-29.
- KAPPEN, L., LANGE O. L., SCHULZE, E.-D., EVENARI, M. & BUSCHBOM, U. 1979. Ecophysiological investigations on lichens of the Negev Desert. VI. Annual course of the photosynthetic production of *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY. *Flora* **168**: 85-108.
- KAPPEN, L., LANGE, O.L., SCHULZE, E.-D., BUSCHBOM, U. & EVENARI, M. 1980. Ecophysiological investigations on lichens of the Negev Desert. VII. The influence of the habitat exposure on dew imbibition and photosynthetic productivity. *Flora* **169**: 216-229.
- KAPPEN, L. & REDON, J. 1984. Microclimate influencing the lichen vegetation on different aspects of a coastal rock in the Maritime Antarctic. *Ser. Cient. INACH* **31**: 53-65.
- KAPPEN, L. & REDON, J. 1987. Photosynthesis and water relations of three antarctic lichen species. *Flora* **179**: 215-229.
- KAPPEN, L., MEYER, M. & BÖLTER, M. 1988. Photosynthetic production of the lichen *Ramalina terebrata* Hook f. et Tayl. in the maritime Antarctic. *Polarforschung* **58**: 181-188.
- KAPPEN, L., SCHROETER, B., HESTMARK, G. & WINKLER, J.B. 1996. Field measurements of photosynthesis of Umbilicarius lichens in winter. *Botanica Acta* **109**: 292-298.

- KÄRELAMPI, L. 1970. Distribution of chlorophyll in the lichen *Cladonia alpestris*. *Report from the Kevo Subarctic Research Station* **7**: 1-18.
- KERSHAW, K.A. 1972. The relationship between moisture content and net assimilation rate of lichen thalli and its ecological significance. *Can. J. Bot.* **50**: 543-555.
- KERSHAW, K.A. 1975. Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus colour. *Canadian Journal of Botany* **53**: 660-667.
- KERSHAW, K.A. 1977a. Physiological-environmental interactions in lichens. II. The pattern of net photosynthetic acclimation in *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *praetextata* (Floerke in Somm.) Hue, and *P. polydactyla* (Neck) Hoffm. *New Phytol.* **79**: 377-390.
- KERSHAW, K.A. 1977b. Physiological environmental interactions in lichens. III. The rate of net photosynthesis acclimation in *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *praetextata* (Floerke in Somm.) Hue, and *P. polydactyla* (Neck) Hoffm. *New Phytol.* **79**: 391-402.
- KERSHAW, K.A. 1985a. Phenotypic plasticity and differential strategies. In: *Physiological ecology of lichens*, 243-267. Cambridge University Press.
- KERSHAW, K.A. 1985b. The lichen environment: Moisture. In: *Physiological ecology of lichens*, 30-59. Cambridge University Press.
- KERSHAW, K.A. & ROUSE, W.R. 1971. Studies on lichen dominated systems. I. The water relations of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario. *Canadian Journal of Botany* **49**: 1389-1399.
- KRAUSE, G.H. & WEIS, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol.* **42**: 313-349.
- KROG, H. & OSTHAGEN, H. 1980. The genus *Ramalina* in the Canary Islands. *Norw. J. Bot.* **27**: 255-296.
- KUNKEL, G. 1980. Microhabitat and structural variation in the *Aspicilia desertorum* group (lichenized Ascomycetes). *American Journal of Botany* **67**: 1137-1144.
- LANGE, O. L. 1953. Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* **146**: 39-97.
- LANGE, O.L. 1954. Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Arch. Meteorol, Geophysik Bioklimatol Ser B: Allg Biol Klimatol* **5**: 182-190.
- LANGE, O.L. 1969. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO₂-Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (Del.) Bory unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. *Flora Abt. B.* **158**: 324-359.
- LANGE, O.L. 1980. Moisture content and CO₂ exchange of lichens. I. Influence of temperature on moisture-dependent net photosynthesis and dark respiration in *Ramalina maciformis*. *Oecologia (Berl.)* **45**: 82-87.
- LANGE, O.L. 2000. Photosynthetic performance of a gelatinous lichen under temperate habitat conditions: Long-term monitoring of CO₂ exchange of *Collema cristatum*. *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen. Schroeter, B., Schlenz, M. & Green, T.G.A. (eds.). Bibliotheca Lichenologica* **75**: 307-332. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- LANGE, O.L. & BERTSCH, A. 1965. Photosynthese der Wüstenflechte *Ramalina maciformis* nach Wasserdampfaufnahme aus dem Luftraum. *Naturwissenschaften* **52**: 215-216.

- LANGE, O.L. 1969. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO₂-Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. *Flora Abt.* **158**: 324-359.
- LANGE, O.L., SCHULZE, E.-D. & KOCH, W. 1970a. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. *Flora (Jena)* **159**: 38-62.
- LANGE, O.L., SCHULZE, E.-D. & KOCH, W. 1970b. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. III. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Krusten- und Blattflechten am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. *Flora (Jena)* **159**: 525-538.
- LANGE, O.L. & KAPPEN, L. 1972. Photosynthesis of lichens from Antarctica. In: Antarctic Terrestrial Biology (ed. Llano GA). Antarctic Research 29, American Geophysical Union, Washington DC. Pp 83-95.
- LANGE, O.L., SCHULZE, E.-D., KAPPEN, L., BUSCHBOM, U. & EVENARI, M. 1975. Adaptations of desert lichen to drought and extreme temperatures. Hadley, N.F. (ed.). Environmental Physiology of Desert Organisms, 20-37. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania.
- LANGE, O.L. & MATTHES, U. 1981. Moisture-dependent CO₂ exchange of lichens. *Photosynthetica* **15**(4): 555-574.
- LANGE, O.L. & TENHUNEN, J.D. 1981. Moisture content and CO₂ exchange of lichens. II. Depression of net photosynthesis in *Ramalina maciformis* at high water content is caused by increased thallus carbon dioxide diffusion resistance. *Oecologia (Berl)* **51**: 426-429.
- LANGE, O.L. & TENHUNEN, J.D. 1982. Water relations and photosynthesis of desert lichens. *Journ. Hattori Bot. Lab.* **53**: 309-313.
- LANGE, O.L. & REDON, J. 1983. Epiphytische Flechten im Bereich einer chilenischen "Nebeloase" (Fray Jorge) II. Ökophysiologische Charakterisierung von CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt. *Flora* **174**: 245-284.
- LANGE, O.L., BEYSCHLAG, W., MEYER, A. & TENHUNEN, J.D. 1984a. Determination of photosynthetic capacity of lichens in the field - a method for measurement of light response curves at saturating CO₂ concentration -. *Flora* **175**: 283-293.
- LANGE, O.L., KILIAN, E., MEYER, A. & TENHUNEN, J.D. 1984b. Measurement of lichen photosynthesis in the field with a portable steady-state CO₂-Porometer. *Lichenologist* **16**: 1-9.
- LANGE, O.L. & KILIAN, E. 1985. Reaktivierung der Photosynthese trockener Flechten durch Wasserdampfaufnahme aus dem Luftraum: Artspezifisch unterschiedliches Verhalten. *Flora* **176**: 7-23.
- LANGE, O.L., TENHUNEN, J.D., HARLEY, P. & WALZ, H. 1985. Method for field measurements of CO₂-exchange. The diurnal changes in net photosynthesis and photosynthetic capacity of lichens under Mediterranean climatic conditions. In Brown, D.H. (ed.). Lichen Physiology and Cell Biology, 23-40. Plenum Press, London.
- LANGE, O.L., KILIAN, E. & ZIEGLER, H. 1986. Water vapour uptake and photosynthesis of lichens: Performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia* **71**: 104-110.

- LANGE, O.L. & ZIEGLER H. 1986. Different limiting processes of photosynthesis in lichens. In: Marcelle, R., Clijsters, H. & Van Poucke, M. (eds.). *Biological Control of Photosynthesis*, 147-161. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers.
- LANGE, O.L., GREEN, T.G.A. & ZIEGLER, H. 1988. Water status related photosynthesis and carbon isotope discrimination in species of the lichen genus *Pseudocyphellaria* with green or blue-green photobionts and in photosymbiodemes. *Oecologia* **75**: 494-501.
- LANGE, O.L., BILGER, W., RIMKE, S. & SCHREIBER, U. 1989. Chlorophyll fluorescence of lichens containing green and blue-green algae during hydration by water vapour uptake and by addition of liquid water. *Botanica Acta* **102**: 306-313.
- LANGE, O.L., MEYER, A., ZELLNER, H., ULLMAN, I. & WESSELS, D.C.J. 1990. Eight days in the life of a desert lichen: Water relations and photosynthesis of *Teloschistes capensis* in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Madoqua* **17** (1): 17-30.
- LANGE, O.L., BÜDEL, B., HEBER, U., MEYER, A., ZELLNER, H. & GREEN, T.G.A. 1993a. Temperate rainforest lichens in New Zealand: high thallus water content can severely limit photosynthetic CO₂ exchange. *Oecologia* **95**: 303-313.
- LANGE, O.L., BÜDEL, B., MEYER, A. & KILIAN, E. 1993b. Further evidence that activation of net photosynthesis by dry cyanobacterial lichens requires liquid water. *Lichenologist* **25**(2): 175-189.
- LANGE, O.L., MEYER, A., ZELLNER, H. & HEBER, U. 1994. Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology* **8**: 253-264.
- LANGE, O.L., REICHENBERGER, H. & MEYER, A. 1995. High thallus water content and photosynthetic CO₂ exchange of lichens. Laboratory experiments with soil crust species from local xerothermic steppe formations in Franconia, Germany. *Flechten Follmann. Contributions to Lichenology in Honour of Gerhard Follmann*. Daniels, J.A., Schulz, M. & Peine, J. (eds.). Published by the Geobotanical and Phytotaxonomical Study Group. Botanical Institute, University of Cologne, Cologne, Germany. 139-153.
- LANGE, O.L. & GREEN, T.G.A. 1996. High thallus water content severely limits photosynthetic carbon gain of central European epilithic lichens under natural conditions. *Oecologia* **108**: 13-20.
- LANGE, O.L., GREEN, T.G.A., REICHENBERGER, H. & MEYER, A. 1996a. Photosynthetic depression at high thallus water contents in lichens: Concurrent use of gas exchange and fluorescence techniques with a cyanobacterial and a green algal *Peltigera* species. *Bot. Acta* **109**: 43-50.
- LANGE, O.L., HAHN, S.C., MÜLLER, G., MEYER, A. & TENHUNEN, J.D. 1996b. Upland tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska: Influence of light, water content and temperature on CO₂ exchange of characteristic lichen species. *Flora* **191**: 67-83.
- LANGE, O.L. & GREEN, T.G.A. 1997. High thallus water contents can limit photosynthetic productivity of crustose lichens in the field. *Progress and Problems in Lichenology in the Nineties - IAL 3*. Türk, R. & Zorer, R. (eds.). *Bibliotheca Lichenologica* **68**: 81-99. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.

- LANGE, O.L., GREEN, T.G.A., REICHENBERGER, H., HESBACHER, S. & PROKSCH, P. 1997a. Do secondary substances in the thallus of a lichen promote CO₂ diffusion and prevent depression of net photosynthesis at high water content?. *Oecologia* **112**: 1-3.
- LANGE, O.L., BELNAP, J., REICHENBERGER, H. & MEYER, A. 1997b. Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Flora* **192**: 1-15.
- LANGE, O.L., REICHENBERGER, H. & WALZ, H. 1997c. Continuous monitoring of CO₂ exchange of lichens in the field: Short-term enclosure with an automatically operating cuvette. *The Lichenologist* **29**: 259-274.
- LANGE, O.L., BELNAP, J. & REICHENBERGER, H. 1998a. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: Role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology* **12**: 195-202.
- LANGE, O.L., HAHN, S.C., MEYER, A. & TENHUNEN, J.D. 1998b. Upland tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska, U.S.A.: Lichen long-term photosynthetic CO₂ uptake and net carbon gain. *Arctic and Alpine Research* **30**(3): 252-261.
- LANGE, O.L., GREEN, T.G.A. & REICHENBERGER, H. 1999a. The response of lichen photosynthesis to external CO₂ concentration and its interaction with thallus water-status. *J. Plant Physiol.* **154**: 157-166.
- LANGE, O.L., LEISNER, J.M.R. & BILGER, W. 1999b. Chlorophyll fluorescence characteristics of the cyanobacterial lichen *Peltigera rufescens* under field conditions. II. Diel and annual distribution of metabolic activity and possible mechanisms to avoid photoinhibition. *Flora* **194**: 413-430.
- LARCHER, W. 1995. Physiological Plant Ecology. 3ª Edición. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- LARSON, D.W. 1979. Lichen water relations under drying conditions. *New Phytologist* **82**: 713-731.
- LARSON, D.W. 1981. Differential wetting in some lichens and mosses: The role of morphology. *The Bryologist* **84** (1): 1-15.
- LARSON, D.W. 1989. The impact of ten years at -20 °C on gas exchange in five lichen species. *Oecologia* **78**: 87-92.
- LARSON, D.W. & KERSHAW, K.A. 1976. Studies on lichen dominated systems. XII Morphological control of evaporation in lichens. *Canadian Journal of Botany* **54**: 2061-2073.
- LECHOWICZ, M.J. & ADAMS, M.S. 1973. Net photosynthesis of *Cladonia mitis* (Sand.) from sun and shade sites on the Wisconsin Pine Barrens. *Ecology* **54**: 413-419.
- LEGAZ, M.E., VICENTE, C., ASCASO, C., PEREIRA, E.C. & FILHO, L.X. 1986. Pigment analysis of sun and shade populations of *Cladonia verticilaris*. *Biochemical Systematics and Ecology* **14**: 575-582.
- LEISNER, J.M.R., BILGER, W. & LANGE, O.L. 1996. Chlorophyll fluorescence characteristics of the cyanobacterial lichen *Peltigera rufescens* under field conditions. I. Seasonal patterns of photochemical activity and the occurrence of photosystem II inhibition. *Flora* **191**: 261-273.

- LEISNER, J.M.R., GREEN, T.G.A. & LANGE, O.L. 1997. Photobiont activity of a temperate crustose lichen: Long-term chlorophyll fluorescence and CO₂ exchange measurements in the field. *Symbiosis* **23**: 165-182.
- LONG, S.P., HUMPHIRES, S. & FALKOWSKI, P.G. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **45**: 633-662.
- LOOMAN, J. 1964. Ecology of lichen and bryophyte communities in Saskatchewan. *Ecology* **45**: 481-491.
- LLIMONA, X. 1973. Las comunidades de líquenes de los yesos de España. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Barcelona.
- MAGUAS, C., GRIFFITHS, H., EHRLINGER, J. & SERODIO, J. 1993. Characterisation of photobiont associations in lichens using carbon isotope discrimination techniques. In: Ehleringer, J., Hall, A.E. & Farquhar, G.D. (eds.). *Perspectives of Plant Water Relations from Stable Isotopes*, 201-212. Academic Press, Inc., New York, USA.
- MANRIQUE, E., REDONDO, F.L., SERIÑÁ, E. & IZCO, J. 1989. Estimation of chlorophyll degradation into phaeophytin in *Anaptychia ciliaris* as a method to detect air pollution. *Lazaroa* **11**: 141-148.
- MATTHES-SEARS, U., NASH III, T.H. & LARSON, D.W. 1987. The ecology of *Ramalina menziesii*. VI. Laboratory responses of net CO₂ exchange to moisture, temperature, and light. *Can. J. Bot.* **65**: 182-191.
- MOTA, J.F., CABELLO, J., CUETO, M., GÓMEZ, F., GIMÉNEZ, E. & PEÑAS, J. 1997. Datos sobre la vegetación del Sureste de Almería (Desierto de Tabernas, Karst en Yesos de Sorbas y Cabo de Gata). Departamento de Biología Vegetal, Producción Vegetal y Ecología de la Universidad de Almería.
- NASH III, T.H., WHITE, S.L. & MARSH, J.E. 1977. Lichen and moss distribution in hot desert ecosystems. *Bryologist* **80**: 470-479.
- NASH III, T.H., NEBEKER, G.T., MOSER, T.J. & REEVES, T. 1979. Lichen vegetational gradients in relation to the Pacific coast of Baja California: The maritime influence. *Madrono* **26** (4): 149-163.
- NASH III, T.H., MOSER, T.J. & LINK, S.O. 1980. Nonrandom variation of gas exchange within arctic lichens. *Canadian Journal of Botany* **58**: 1181-1186.
- NEUBAUER, H.F. 1938. Zur Ökologie von in Buchenkronen epiphytisch lebenden Flechten. *Beitr. Biol. Pflanz.* **25**: 273-289.
- NIMIS, P.L. 1993. The lichens of Italy. Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografia. XII – Torino.
- PALMER, R.J. & FRIEDMANN, E.I. 1990. Water relations, thallus structure and photosynthesis in Negev Desert lichens. *New. Phytol.* **116**: 597-603.
- PALMQVIST, K. 1993. Photosynthetic CO₂-use efficiency in lichens and their isolated photobionts: the possible role of a CO₂-concentrating mechanism. *Planta* **191**: 48-56.
- PALMQVIST, K. 1995. Uptake and fixation of CO₂ in lichen photobionts. *Symbiosis* **18**: 95-109.
- PALMQVIST, K., SAMUELSSON, G. & BADGER, M.R. 1994. Photobiont related differences in carbon acquisition among green-algal lichens. *Planta* **195**: 70-79.
- PATERSON, D.R., PATERSON, E.W. & KENWORTHY, J.B. 1983. Physiological studies on temperate lichen species. I. A mathematical model to predict

- assimilation in the field, based on laboratory responses. *New Phytologist* **94**: 605-618.
- PEÑAS, J. 1997. Estudio fitocenológico y biogeográfico de la sierra de Los Filabres (Andalucía Oriental, España). Análisis de la diversidad de los matorrales. Tesis Doctoral inédita Universidad de Granada.
- PINTADO, A. 1996. Estudio ecofisiológico del grupo *Ramalina polymorpha* en la Sierra de Guadarrama. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Universidad Complutense de Madrid.
- PINTADO, A., VALLADARES, F. & SANCHO L.G. 1997. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: Morphology, water relations and chlorophyll content in North- and South-facing populations. *Annals of Botany* **80**: 345-353.
- POELT, J. & WIRTH, V. 1968. Flechten aus dem nordöstlichen Afghanistan, gesammelt von H. Roemer im Rahmen der Deutschen Wakhan-Expedition 1964. *Mitt. Bot. Staatssammlung Muenchen* **7**: 219-261.
- RAVEN, J.A., JOHNSTON, A.M., HANDLEY, L.L. & McINROY, S. 1990. Transport and assimilation of inorganic carbon by *Lichinia pygmaea* under emerged and submersed conditions. *The New Phytologist* **114**: 407-417.
- RIED, A. 1960. Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub- und Krustenflechten. *Biol. Zentralbl.* **79**: 129-151.
- RIKKINEN, J. 1995. What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens. *Bryobrothera* **4**.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1996. Geobotánica y Bioclimatología. Discurso del Acto de Investidura de Doctor Honoris Causa. Serv. Publ. Univ. de Granada.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., ASENSI, A., MOLERO-MESA, J. & VALLE, F. 1991. Endemismos vasculares de Andalucía. *Rivasgodaya* **6**: 5-76.
- RONEN, R. & GALUN, M. 1984. Pigment extraction from lichens with dimethyl sulfoxide (DMSO) and estimation of chlorophyll degradation. *Environmental and Experimental Botany* **24**: 239-245.
- ROS, R.M. & WERNER, O. 1997. Musgos y hepáticas del sureste árido español. *Quercus* **135**: 31-35.
- RUNDEL, P.W. 1972. CO₂ exchange in ecological races of *Cladonia subtenuis*. *Photosynthetica* **6**(1): 13-17.
- RUNDEL, P.W. 1974. Water relations and morphological variation in *Ramalina menziesii* Tayl. *The Bryologist* **77**: 23-32.
- RUNDEL, P.W. 1978. Ecological relationships of desert fog zone lichens. *The Bryologist* **81**(2): 277-293.
- RUNDEL, P.W. 1982. The role of morphology in the water relations of desert lichens. *Journ. Hattori Bot. Lab.* **53**: 315-320.
- RUNDEL, P.W. 1988. Water relations. In: Galun, M. (ed.). CRC-Handbook of Lichenology, Vol II, 17-35. Boca Raton, Florida CRC Press.
- RUNDEL, P.W., BRATT, G.G. & LANGE, D.L. 1979. Habitat ecology and physiological response of *Sticta filix* and *Pseudocyphellaria delisei* from Tasmania. *The Bryologist* **82**: 171-180.
- RUNDEL, P.W. & LANGE, O.L. 1980. Water relations and photosynthetic response of a desert moss. *Flora (Jena)* **168**: 329-335.

- SANCHO, L.G. & KAPPEN, L. 1989. Photosynthesis and water relations and the role of anatomy in Umbilicariaceae (lichenes) from Central Spain. *Oecologia* **81**: 473-480.
- SANCHO, L.G., VALLADARES, F. & ASCASO, C. 1994. Effect of hydration on colour and temperature in thalli of Umbilicariaceae. *Cryptogamic Botany* **4**: 227-232.
- SANCHO, L.G., PINTADO, A., VALLADARES, F., SCHROETER, B. & SCHLENSOG, M. 1997a. Photosynthetic performance of cosmopolitan lichens in the maritime Antarctic. *Bibliotheca Lichenologica* **67**: 197-210.
- SANCHO, L.G., SCHROETER, B. & VALLADARES, F. 1997b. Photosynthetic performance of two closely related *Umbilicaria* species in Central Spain: Temperature as a key factor. *Lichenologist* **29** (1): 67-82.
- SANCHO, L.G., SCHROETER, B. & DEL-PRADO, R. 2000. Ecophysiology and morphology of the globular erratic lichen *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flag. from Central Spain. New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen. Schroeter, B., Schlenso, M. & Green, T.G.A. (eds.). *Bibliotheca Lichenologica* **75**: 137-147. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- SCHEIDEGGER, C. 1994. Low-temperature scanning electron microscopy: The localization of free and perturbed water and its role in the morphology of the lichen symbionts. *Crypt. Bot.* **4**: 290-299.
- SCHEIDEGGER, C., SCHROETER, B. & FREY, B. 1995. Structural and functional processes during water vapour uptake and desiccation in selected lichens with green algal photobionts. *Planta* **197**: 399-409.
- SCHLENSOG, M., SCHROETER, B., SANCHO, L.G., PINTADO, A. & KAPPEN, L. 1997. Effect of strong irradiance on photosynthetic performance of the melt-water dependent cyanobacterial lichen *Leptogium puberulum* (Collembataceae) HUE from the maritime Antarctic. *Bibl. Lichenol.* **67**: 235-246.
- SCHLENSOG, M., SCHROETER, B. & GREEN, T.G.A. 2000. Water dependent photosynthetic activity of lichens from New Zealand: Differences in the green algal and the cyanobacterial thallus parts of photosymbiodemes. New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen. Schroeter, B., Schlenso, M. & Green, T.G.A. (eds.). *Bibliotheca Lichenologica* **75**: 149-160. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- SCHREIBER, U., SCHLIWA, U. & BILGER, W. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorimeter. *Photosynthesis Research* **10**: 51-62.
- SCHREIBER, U., BILGER, W. & NEUBAUER, C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze, E.D. & Caldwell, M.M. (eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Ecological Studies, Vol. 100, 49-70. Springer Verlag, Berlin.
- SCHROETER, B. 1991. Untersuchungen zu Primärproduktion und Wasserhaushalt von Flechten der maritimen Antarktis unter besonderer Berücksichtigung von *Usnea antarctica* Du Rietz. Dissertation, Math.-Naturwiss Fakultät der Christian Albrechts-Universität, Kiel. 148 S.

- SCHROETER, B. 1994. In situ photosynthetic differentiation of the green algal and the cyanobacterial photobiont in the crustose lichen *Placopsis contortuplicata*. *Oecologia* **98**: 212-220.
- SCHROETER, B., JACOBSEN, P. & KAPPEN, L. 1991a. Thallus moisture and microclimatic control of the CO₂-exchange of *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. on Disko Island (West Greenland). *Symbiosis* **11**: 131-146.
- SCHROETER, B., KAPPEN, L. & MOLDAENKE, C. 1991b. Continuous in situ recording of the photosynthetic activity of Antarctic lichens-established methods and a new approach. *Lichenologist* **23**: 253-265.
- SCHROETER, B., GREEN, T.G.A., SEPPELT, R.D. & KAPPEN, L. 1992. Monitoring photosynthetic activity of crustose lichen using a PAM-2000 fluorescence system. *Oecologia* **92**: 457-462.
- SCHROETER, B., GREEN, T.G.A., KAPPEN, L. & SEPPELT, R.D. 1994. Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. Field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. *Crypt. Bot.* **4**: 233-241.
- SCHROETER, B., GREEN, T.G.A., KAPPEN, L., SEPPELT, R.D. & MASEYK, K. 1995. The relationship between electron transport rate through PSII and CO₂ gas exchange in Antarctic cryptogams. In: Mathis, P. (ed.). *Photosynthesis: From Light to Biosphere*, Vol. II, 959-962. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- SCHROETER, B., KAPPEN, L. & SCHULZ, F. 1997a. Long-term measurements of microclimatic conditions in the fruticose lichen *Usnea aurantiaco-atra* in the maritime Antarctic. *Actas del V. Simposio de Estudios Antárticos* (Barcelona). 63-69.
- SCHROETER, B., SCHULZ, F. & KAPPEN, L. 1997b. Hydration-related spatial and temporal variation of photosynthetic activity in Antarctic lichens. In: Battaglia, B., Valencia, J. & Walton, D.W. (eds.). *Antarctic Communities. Species, Structure and Survival*, 221-225. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHROETER, B., SANCHO, L.G. & VALLADARES, F. 1999. In situ comparison of daily photosynthetic activity patterns of saxicolous lichens and mosses in Sierra de Guadarrama, Central Spain. *The Bryologist* **102**(4): 623-633.
- SCHULZ, F. & SCHROETER, B. 2000. The coupling of microclimate, CO₂-exchange and activity: A case study on two *Parmelia* species in Swedish Lapland. *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen*. Schroeter, B., Schlenz, M. & Green, T.G.A. (eds.). *Bibliotheca Lichenologica* **75**: 353-364. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- SCHULZ, K. 1931. Die Flechtenvegetation der Mark Brandenburg. *Feddes Repert. Beih.* **67**: 1-192.
- SCHWENDENER, S. 1869. Die Algentypen der Flechtengonideen. *Programm für die Rectorsfeier der Universität Basel* **4**: 1-42.
- SCOTT, G.D. 1960. Studies of the lichen symbiosis, I. The relationship between nutrition and moisture content in the maintenance of the symbiotic state. *New Phytologist* **59**: 374-381.
- SMYTH, E.S. 1934. A contribution to the physiology and ecology of *Peltigera canina* and *Peltigera polydactyla*. *Ann. Bot. (London)* **48**: 781-818.
- SMITH, D.C. & MOLESWORTH, S. 1973. Lichen physiology. XIII. Effects of rewetting dry lichens. *New Phytol.* **72**: 525-533.

- SNELGAR, W.P. & GREEN, T.G.A. 1981. Ecologically-linked variation in morphology, acetylene reduction and water relations in *Pseudocyphellaria dissimilis*. *New Phytologist* **87**:403-411.
- SNELGAR, W.P., GREEN, T.G.A. & WILKINS, A.L. 1981a. Carbon dioxide exchange in lichens: Resistances to CO₂ uptake at different thallus water content. *New Phytol.* **88**: 353-361.
- SNELGAR, W.P., GREEN, T.G.A. & BELTZ, C.K. 1981b. Carbon dioxide exchange in lichens: estimation of internal thallus CO₂ transport resistance. *Physiol. Plant.* **52**: 417-422.
- SOJO, F., VALLADARES, F. & SANCHÓ, L.G. 1997. Structural and physiological plasticity of the lichen *Catillaria corymbosa* in different microhabitats of the Maritime Antarctica. *The Bryologist* **100**(2): 171-179.
- SOLHAUG, K.A. & GAUSLAA, Y. 1996. Parietin, a photoprotective secondary product of the lichen *Xanthoria parietina*. *Oecologia* **108**: 412-418.
- SONESSON, M. 1986. Photosynthesis in lichen populations from different altitudes in Swedish Lapland. *Polar Biology* **5**: 113-124.
- SPURR, A.R. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *Journal of Ultrastructural Research* **26**: 31-43.
- STOCKER, O. 1927. Physiologische und Ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. *Flora* **21**: 334-415.
- STOCKER, O. & HOLDHEIDE, W. 1938. Die Assimilation Helgoländer Gezeitenalgen während der Ebbezeit. *Z. Botany* **32**: 1-59.
- STRASBURGER, E. 1986. Tratado de Botánica. Editorial Omega.
- SUNDBERG, B., CAMPBELL, D. & PALMQVIST, K. 1997a. Predicting CO₂ gain and photosynthetic light acclimation from fluorescence yield and quenching in cyano-lichens. *Planta* **201**: 138-145.
- SUNDBERG, B., PALMQVIST, K., ESSEEN, P.-A. & RENHORN, K.-E. 1997b. Growth and vitality of epiphytic lichens. II. Modelling of carbon gain using field and laboratory data. *Oecologia* **109**: 10-18.
- THOMAS, M.A., NASH III, T.H. & TUCKER, S.C. 1996. *Coenogonium*: A green algal lichen without photosynthetic depression at high water contents. *Lichenologist* **28**(4): 341-345.
- TOBLER, F. 1925. Zur Physiologie der Farbunterschiede bei *Xanthoria*. *Ber. Deut. Bot. Ges.* **58**: 301-305.
- TRETIACH, M. & BROWN, D.H. 1995. Morphological and physiological differences between epilithic and epiphytic populations of the lichen *Parmelia pastillifera*. *Annals of Botany* **75**: 627-632.
- TÜRK, R. 1981. Laboruntersuchungen über den CO₂-Gaswechsel von Flechten aus den mittleren Ostalpen. I. Die Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsel epigäischer, subalpiner Flechten von Temperatur und Lichtintensität. *Phyton (Austria)* **21**(2): 203-204.
- VALLADARES, F. 1994a. Form-functional trends in Spanish Umbilicariaceae with special reference to water relations. *Cryptogamie Bryol. Lichénol.* **15** (2): 117-127.
- VALLADARES, F. 1994b. Texture and hygroscopic features of the upper surface of the thallus in the lichen family Umbilicariaceae. *Annals of Botany* **73**: 493-500.
- VALLADARES, F., WIERZCHOS, J. & ASCASO, C. 1993. Porosimetric study of the lichen family Umbilicariaceae: Anatomical interpretation and implications for

- water storage capacity of the thallus. *American Journal of Botany* **80** (3): 263-272.
- VALLADARES, F., ASCASO, C. & SANCHO, L.G. 1994. Intrathalline variability of some structural and physical parameters in the lichen genus *Lasallia*. *Canadian Journal of Botany* **72**: 415-428.
- VALLADARES, F., SANCHO, L.G. & ASCASO, C. 1996. Functional analysis of the intrathalline and intracellular chlorophyll concentration in the lichen family Umbilicariaceae. *Annals of Botany* **78**: 471-477.
- VALLADARES, F., SANCHO, L.G. & ASCASO, C. 1998. Water storage in the lichen family Umbilicariaceae. *Bot. Acta* **111**: 99-107.
- WALTER, H. & KREEB, K. 1970. Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung. Springer-Verlag, Wien, New York.
- WEIBEL, E.R. 1973. Stereological techniques for electron microscopy morphometry. In: Principles and Techniques for Electron Microscopy. Biological applications (Hayat, ed.) **3**: 239-310. New York. Van Nostrand Reinhold.